УДК 581.821:582.734

© L. I. Lotova, A. C. Timonin

ANATOMY OF CORTEX AND SECONDARY PHLOEM OF *ROSACEAE*. 8. *ROSOIDEAE*: *DRYADEAE—GEEAE* GROUP

Л. И. ЛОТОВА, А. К. ТИМОНИН. АНАТОМИЯ ПЕРВИЧНОЙ И ВТОРИЧНОЙ КОРЫ *ROSACEAE*. 8. *ROSOIDEAE*: *DRYADEAE*—*GEEAE*

The cortex and phloem anatomy in species of *Acomastylis*, *Coluria*, *Dryas*, *Erythrocoma*, *Geum*, *Novosieversia*, *Orthurus*, *Parageum*, *Purshia*, *Sieversia*, and *Waldsteinia* does not fully confirm any available version of group taxonomy. 4 groups of equal ranks could be assembled on the base of phloem design: *Purshia*-group (*Purshia*), *Dryas*-group (*Dryas*), leptorhizomatous herb-group (*Sieversia*), pachyrhizomatous herb-group (others); the latter may be subdivided into *Waldsteinia*- (*Waldsteinia*) and *Geum*-subgroups. *Acomastylis*, *Erythrocoma*, and *Novosieversia* might be rearranged as being constituents of one genus. *Coluria* and *Orthurus* might also be considered constituents of one genus closely related to the genus containing *Acomastylis*, *Erythrocoma*, and *Novosieversia*. None of them can be combined with *Geum*. The phloem design gives no reason to include *Sieversia* into *Geum*. Indeed, *Sieversia* is much more similar to shrubby representatives of the group in its «arborescent» pattern of the phloem.

Key words: cortex, phloem, *Rosaceae*, *Dryadeae*, *Geeae*, taxonomy.

The *Dryadeae* — *Geeae* group has disputably been treated by taxonomists. Juel (1918, quoted by Kalkman, 1988) erected separate subfamily for its members but others usually nest all of them among *Rosoideae* subfamily as constituents of one or a few tribes. The group, as circumscribed by Takhtajan (1987), represents the largest tribe *Dryadeae* including genera *Fallugia*, *Cowania*, *Novosieversia*, *Sieversia*, *Geum*, *Orthurus*, *Dryas*, *Taihangia*, *Coluria*, *Acomastylis*, *Waldsteinia*, *Purshia*, and *Chamaebatia*. Kalkman (1988) considers the tribe to consist of the same genera except *Sieversia* and *Novosieversia* which he includes inro *Geum*. Besides, he believes that the tribe could be heterogeneous and a subdivision of it may be possible. Indeed, W. O. Focke (1894) already placed genera *Waldsteinia*, *Coluria*, *Geum*, *Fallugia*, *Cowania*, and *Dryas* into tribe *Potentilleae* (as members of a separate subtribe *Dryadineae*) and nested genera *Purshia* and *Chamaebatia* among members of tribe *Cercocarpeae*. Hegi-team (1995) arranges tribes (a) *Geeae* of both *Waldsteinia*-group (*Coluria*, *Waldsteinia*) and *Geum*-group (*Taihangia*, *Geum* with a set of segregates) and (b) *Dryadeae* of *Fallugia*, *Cowania*, *Dryas*. Takhtajan (1997), in his most elaborated latest version of *Rosaceae* taxonomy, assembles the taxa under consideration into 3 tribes: *Dryadeae* (*Dryas*, *Fallugia*), *Purshieae* (*Chamaebatia*, *Cowania*, *Purshia*), and *Geeae* (*Geum* with a number of segregates, *Orthurus*, *Taihangia*, *Novosieversia*, *Waldsteinia*, *Coluria*). Then, any additional character would be approvable to settle the controversies over taxonomy of the above-mentioned genera.

The article reports data for cortex and phloem anatomy in stems and rhizomes of some representatives of the group to test its taxonomic bearing. We pragmatically follow Takhtajan's (1987) version of the group constitution here but treat *Parageum* and *Erythrocoma* as separate genera, because the more operational unit are availabe, the more effective are they in processing obtained data. Of those, species of *Acomastylis*, *Coluria*, *Dryas*, *Erythrocoma*, *Geum*, *Novosieversia*, *Orthurus*, *Parageum*, *Purshia*, *Sieversia*, and *Waldsteinia* were at our disposal.

Materials and methods

Whole plants of *Geum aleppicum* Jacq., *G. rivale* L., *G. urbanum* L., *Dryas octopetala* L., *Novosieversia glacialis* (Adam). F. Bolle, and *Waldsteinia ternata* (Steph.) Fritsch were collected in their natural habitats: at Biological Station of Lomonosov Moscow State University (MSU) ca. 45 km west of Moscow (*Geum* spp.), at Medusa Station, Vrangel Island (*Novosieversia glacialis*, *Waldsteinia ternata*), in the vicinity of Kirovsk town, Murmansk Region (*Dryas octopetala*). All samples were fixed with 70 % (v/v) ethanol.

We also used voucher specimens from the Herbarium of MSU (MW) for investigating. These were: *Acomastylis rossii* (R. Br.) Greene («Магаданская обл., Омсукчанский р-н. Альпийские коврики под склонами у ручья в ущелье под зап. склоном высоты 826.1 на пр. бер. р. Лев. Монгке напротив с. Ирча. 29 VII 1980. В. Куваев, Д. Лапин»), *Coluria geoides* (Pall.) Ledeb. («Ц. Тува, 30 км ССВ города Кызыла, зап. склон горы близ устья Черби, притока Тапсы. 1/VII—46. А. Шретер»; «№ 2390 Тувинская АССР, Улуг-Хемский р-н, Уюкский хр., дол. р. Орто-Хем, прав. приток р. Баян-Кол, выс. 1150 м, южн. склон. Разнотравно-осоковая закустаренная степь. 30.7.1976 г. М. Ломоносова, А. Красников»), *Erythrocoma triflora* (Pursh) Greene («South-facing, dry 30—50 degree slope adjacent to Copper Mountain exit from Hwy. 1—70. Mixed coniferous and aspen forest. 2.900 msm. 24 June 1991. I. Krasnoborov, I. Koropachinsky, V. Khanminchum. N V. 712»), *Orthurus heterocarpus* (Boiss.) Juz. («Юго-зап. отроги Джунгарского Алатау. Горы Чулак. Ущ. Гулак-Джигде. По скалистым склонам среди кустарников. 6 VI 1956. В. Голосков»), *O. kokanicus* (Regel et Schmalh.) Juz. («Таджикская ССР, Варзобский р-н, горно-ботаническая станция „Ущелье Кондара". По пологим мелкоземистым участкам в верховьях р. Кондары. 5 VI 1965. К. Киселева»), *Parageum calthifolium* (Menz.) Nakai et Hara («Курильские о-ва, о. Итуруп, окр. вулкана Баранского, 26 VII 1982. В. Баркалов»), *Sieversia pentapetala* (L.) Greene («Курильские о-ва, о. Итуруп, окр. вулкана Баранского. 26 VII 1982. В. Баркалов»), and *S. pusilla* (Gaertn.) Hult. («Хабаровский край, Аяно-Майский р-н. Хр. Джугджур (130 км юго-вост. с. Нелькан) цирк на зап. склоне сопки 1742. 18 VII 1978. С. Харкевич, Т. Буч»). *Purshia glandulosa* Curran and *P. tridentata* (Pursh) DC. were sampled from voucher specimens housed at Herbarium of Main Botanical Garden, Russian Academy of Sciences (MHA) («США юг шт. Калифорния, горы Сан-Бернардино, ~10 км к зап. от г. Running Spring, 4500 ф. над ур. м. *Pinus coulteri*, *P. attenuata*, *Pseudotsuga menziesii*, *Quercus kelloggii*, *Arctostaphylos drupacea*, *Rhamnus ilicifolia*, *Eriogonum fasciculatum*, *Ceanothus greigii*. Л. Плотникова, Б. Головкин. 15 XI 84» and «США, штат Орегон, окр. г. Бэнда, восточные склоны Каскадного хребта по дороге на Корваллис. Редкий лес из можжевельника восточного. 22 IX 1979. И. Краснобоpов, И. Байтулин, В. Некрасов», respectively). All the dried samples were softened with ethanol—water—glycerol (1 : 1 : 1) medium at 37 °C for 15 days before treatment. Both fixed and softened samples were similarly processed.

Transverse, tangential, and radial sections were made with hand razor, treated with phloroglucinol-hydrochloric acid or 5 % alcoholic iodine and embedded in glycerol for light microscopy. All the measurements were taken directly from the slides with a calibrated ocular micrometer. Line drawings were done with camera lucida.

Results

Acomastylis rossii

Rosette herb with 0.8—1 cm thick ascending woody rhizome densely enveloped by leaf bases and bracteate flower stocks.

R h i z o m e. Perennial rhizome was only available for our investigation. Highly disturbed cortex is fragmentarily preserved on the rhizome (fig. 1, A). When alive, it must have consisted of homogeneous parenchyma throughout. The epidermis of the rhizome

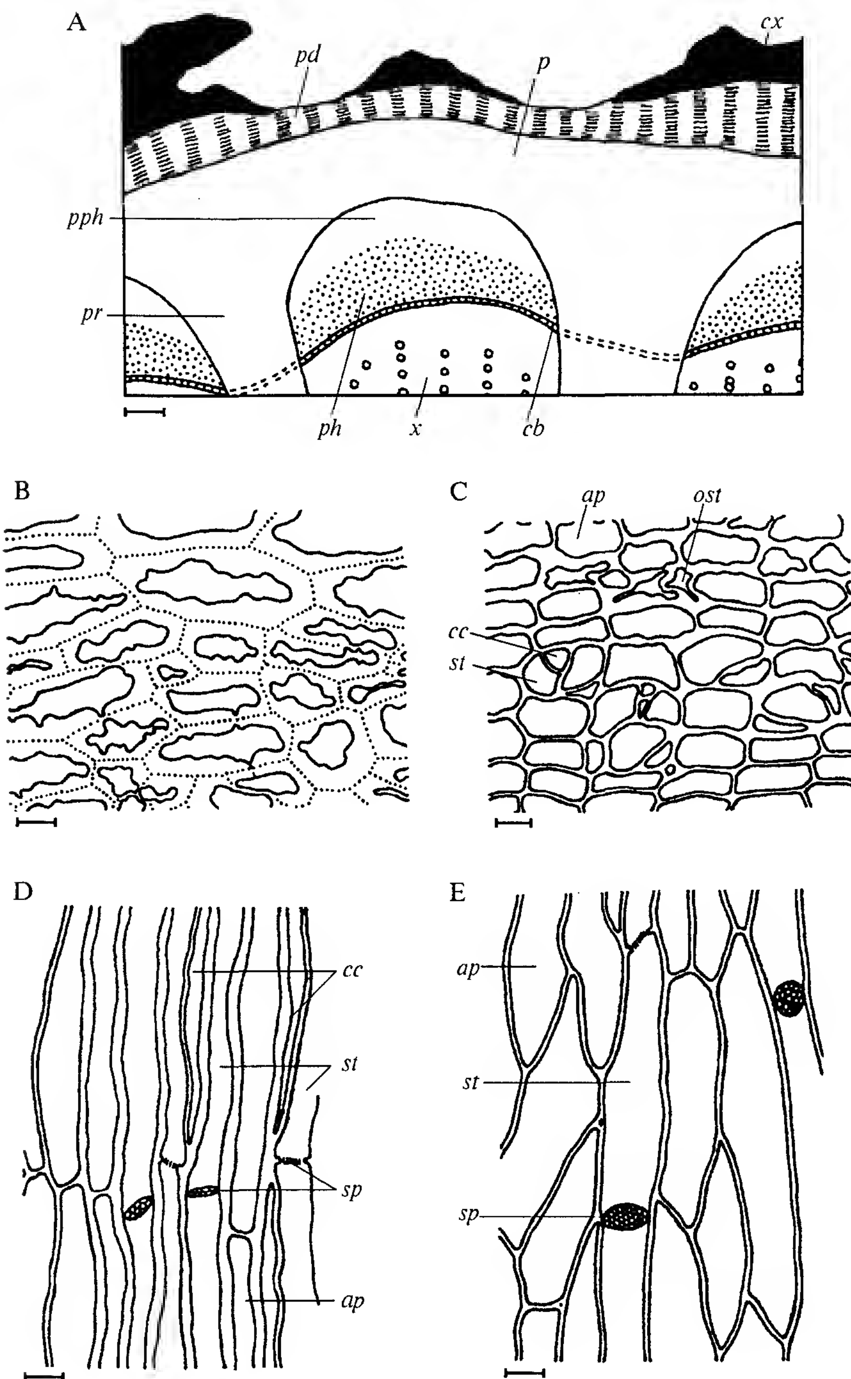


Fig. 1. Rhizome and phloem anatomy in *Acomastylis rossii.*

A — a diagram of the rhizome, transverse section; B — nonconducting phloem, transverse section; C — conducting phloem, transverse section; D — conducting phloem, radial section; E — conducting phloem, tangential section. *ap* — axial phloem parenchyma; *cb* — cambium; *cc* — companion cell; *cx* — destroyed cortex; *ost* — obliterated sieve tube; *p* — parenchyma; *pd* — periderm; *ph* — phloem; *pph* — protophloem; *pr* — primary ray; *sp* — sieve plate; *st* — sieve tube; *x* — xylem. Bar: A — 0.1 mm; B—E — 0.01 mm.

is likely to be glabrous and consists of cells with slightly thickened external walls covered by thin cuticle. Thin periderm protects the rhizome (fig. 1, A). Its outer phellem of dead, brown, tangentially flattened cells contrasts with the inner one of living colourless transparent cells; the phelloderm is 1- to 2-layered, starch-bearing. Six- to seven-layred parenchyma underlies the periderm (fig. 1, A). It seems to store starch, though slight trace of starch was only visible in sections of the investigated rhizome due, perhaps, to too early growing season when the plant was collected.

The stele is typically eustelic with large collateral bundles separated by 0.27—1.14 mm wide multiseriate primary rays (fig. 1, A). Whole phloem is soft, 0.57—0.70 mm radially thick. Its outermost 0.10—0.14 mm zone, where «cap» of protophloem fibres would have developed (fig. 1, A), is occupied by parenchyma of very thick-walled, highly dilated cells (fig. 1, B). Distinctive radial files of elements are typical of the inner zone of phloem (fig. 1, B) which is differentiated into the innermost conducting phloem and outer nonconducting one, the boundary between the both is very obscure though. Very many sieve tubes disfigure and phloem parenchyma cells thicken their tangential walls in nonconducting phloem (fig. 1, C).

The sieve tubes are usually clustered in radial files. The sieve tube members are 10—13 × 105—112 mm and associate each with 1(2) companion cell(s) (fig. 1, D). All the sieve plates are simple, transverse to oblique (fig. 1, D, E). The axial parenchyma is homogeneous; it seems to store starch by the end of growing season.

Lengths of the axial parenchyma cells do vary between different cell files (fig. 1, E) but we have not revealed true secondary rays in the phloem of *Acomastylis rossii*.

Coluria geoides

Perennial herb with erect leafy aerial shoots and erect or ascending 0.4—0.8 cm thick rhizome crowned by rosette of leaves.

Rhizome. We had to confined ourselves to anatomising perennial rhizomes. Those are covered by descending leaf bases which bear dense unicellular unlignified long trichomes. The cortex is highly obliterated and looks homogeneous. Inner thin periderm has homogeneous phellem of colourless tangentially flattened cells with thin walls except for the outermost ones whose walls are suberised and brown. Older rhizome shows numerous cortical cells containing each 1—5 prismatic or irregular crystal(s) of calcium oxalate. Besides, its periderm is stratified: layers of transversely cubic light brown cells alternate with 2 to 3 layers of very much flattened colourless ones. Two to five layers of parenchyma cells underlying the periderm are abundant in starch. The cells dilate a little, thicken their walls, nearly lose starch while some of them possess several calcium oxalate crystals of prismatic or irregular shapes in older rhizome.

Eustelic collateral bundles are separated by homogeneous primary rays which are 0.28 to 0.60 mm in width and up to 1 mm in height. Soft elements in distinctive radial files constitute the phloem 0.43—0.50 mm thick. Clustered sieve tubes consist of 3—4 × 44—60 mm members associated each with 1 companion cell and interconnected by a simple sieve plate. The sieve tubes obliterate in outermost quarter of the phloem which must be considered nonconducting zone. Bulky axial parenchyma differentiates into storage and crystalliferous cells which have never been seen in mixed axial files. The crystalliferous cells contain a number of 4 × 10 mm smaller irregular crystals of calcium oxalate per cell.

Dryas octopetala

Creeping evergreen shrub with long-lived contorted skeletal branches.

Annual stem is pubescent by long unicellular unlignifying trichomes (fig. 2, A). Thin cuticle covers the epidermis whose protective cells have thickened external walls. Discontinuous angular 2—5-layered collenchyma underlies the epidermis. Inner cortex consists of 6—8 layers of parenchymal cells lessening inwards (fig. 2, A).

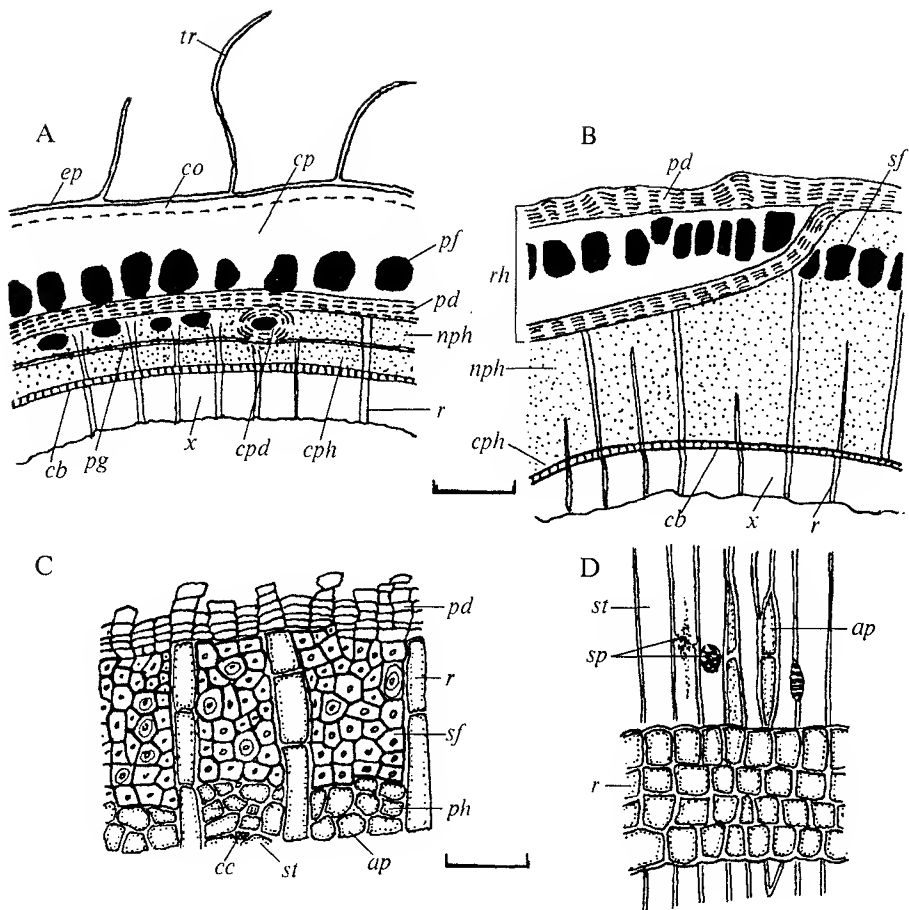


Fig. 2. Stem and phloem anatomy in *Dryas octopetala.*

A — a diagram of the annual stem, transverse section; B — scheme of the 30-e yeard-old branch, transverse section; C — nonconducting phloem, transverse section; D — nonconducting phloem, radial section. *co* — collenchyma, *cp* — cortical parenchyma, *cpd* — cyclic periderm, *cph* — conducting phloem; *ep* — epidermis. *nph* — nonconducting phloem; *pf* — clustered protophloem fibres, *pg* — phellogen; *r* — ray, *rh* — rhytidome; *sf* — secondary phloem fibres, *tr* — trichome. Other signs are explained in fig. 1. Bar: A, B — 0.01 mm; C, D — 0.03 mm.

Activity of the cambium soon transforms original eustele into juxtaposed rings of phloem and xylem. Large-clustered protophloem fibres develop on the outer border of the stele (fig. 2, C). They have lignified, thickened, often stratified walls. The first phellogen usually develops just on the inside of the clusters (fig. 2, C) but occasionally outside them. It produces 4- to 5-layered phellem of uniform, somewhat tangentially flattened cells. The phloem indistinctively differentiates into outer nonconducting zone and inner conducting one (fig. 2, C) which ranges 12—17 mm in radial thickness. The conducting phloem consists of soft elements; mostly clustered, and few solitary secondary fibres of the nonconducting phloem neighbour the first periderm (fig. 2, C). Circular second periderm forms inside the ring of these clusters in the first growing season. Besides, separate periderms encircle many clusters of the secondary phloem (fig. 2, C). Development of the second periderm results in the formation of the ring rhytidome. It protects the stem for some years though it gradually cleaves as the stem thickens.

P e r e n n i a l   s t e m contrasts both with the annual one and with juvenile branches in bearing scaly rhytidome (fig. 2, B) whose outer scales decay soon after the inner ones

have formed. Sieve tube members range 7—10 × 150—170 mm and have variably positioned simple sieve plates (fig. 2, D). Whole axial parenchyma is a storage tissue. Clustered fibres develop in the outer nonconducting phloem.

The rays are either homogeneous (fig. 2, D) or heterogeneous with radially elongated wedge cells. The uniseriate rays 3—7 cells high outnumbers the bi- and 3-seriate ones ranging up to 50 cells in height.

Erythrocoma triflora

Rosette herb with ca. 1 cm thick ascending rhizome and leafy aerial shoots.

Rhizome. Only perennial rhizome was available for our investigation. Highly disturbed cortex is fragmentarily preserved on the rhizome. The fragments show dense pubescence of fairly long, thick-walled, unlignified, one-celled trichomes. When alive, the cortex must have consisted of homogeneous parenchyma throughout but solitary cells containing a spherical druse of calcium oxalate per cell are scattered in the parenchyma. Thin periderm protects the rhizome; the phellem is constituted by uniform colourless tangentially flattened cells most of which seem to be alive. Parenchyma of tangentially expanded cells with unevenly thickened walls adjoin the periderm from the inside.

Large collateral bundles separated by 0.70—1.00 × ~ 1.80 mm multiseriate primary rays constitute the vasculature of the eustelic rhizome. No hard phloem develops in the rhizome.The soft phloem is about 0.10 mm thick and characterised by distinctive radial files of its tangentially flattened elements. The inner phloem could only be conducting but conducting and nonconducting zones of the phloem cannot be distinguished with confidence. The sieve tube members are 8—11 × 70—75 mm, associated each with 1 companion cell; the sieve plates are simple, mostly transverse. The axial parenchyma is homogeneous, starch-bearing.

The secondary rays are certainly absent in the species' rhizome.

Geum species

Rosette herb with ~1 cm thick erect or ascending woody rhizome and upright aerial leafy shoots.

Shoot is pubescent or setose (*G. aleppicum*) of long, subulate, thick-walled trichomes (fig. 3, A) (with lignified basal part in *G. urbanum*); brown unicellular glands raised upon uniseriate 4- to 5-celled stalks are scattered throughout the stems in *G. rivale*. Ordinary epidermis is covered by smooth thin cuticle. Subepidermal collenchyma (fig. 3, A, B) is angular 1-layered in *G. rivale*, angular 2—3-(at stem faces) to angular lacunose 5—7-layered (in ribs) in *G. urbanum*, angular 2—3-(at faces) to angular lamellar 6—8-layered (in ribs) in *G. aleppicim*. One to two (*G. aleppicum*, *G. urbanum*) or two three (*G. rivale*) layers of parenchymal cells bulk the inner cortex. Its innermost layer is a starch-bearing endodermis (fig. 3, A, B). Number and thickness of cell layers in collenchyma and cortical parenchyma both increase downward the shoot (compare fig. 3, A, B).

Continuous pericycle 0.09—0.10 to 0.13—0.15 mm thick, the thickest in *G. urbanum*, the thinnest in *G. aleppicum*, occupies the outer stele. Outer pericycle consists of fibres (fig. 1, A, B) having few sparse simple pits in their thick lignified walls. One to two (*G. aleppicum*, *G. rivale*) or 3 to 4 (*G. urbanum*) cell layers of the inner pericycle are lignified, thin-walled parenchyma. The pericycle is unchanged or increases up to 10—12 cell layers thick (0.15—0.16 mm) in *G. aleppicum* downward the shoot.

Eustelic collateral bundles are separated by primary rays 3—6-seriate (*G. aleppicum*), 5—10-seriate (*G. rivale*) or even 5—15-seriate (*G. urbanum*) (fig. 3, A) in the upper part of the shoot, more seriate in its base (fig. 3, B). The cambium has already been exhausted in studied samples. Only soft phloem is present in the bundles (fig. 3, A, B); the sieve tube members range 3—7 mm in diameter and 140—300 mm in length; the sieve plates

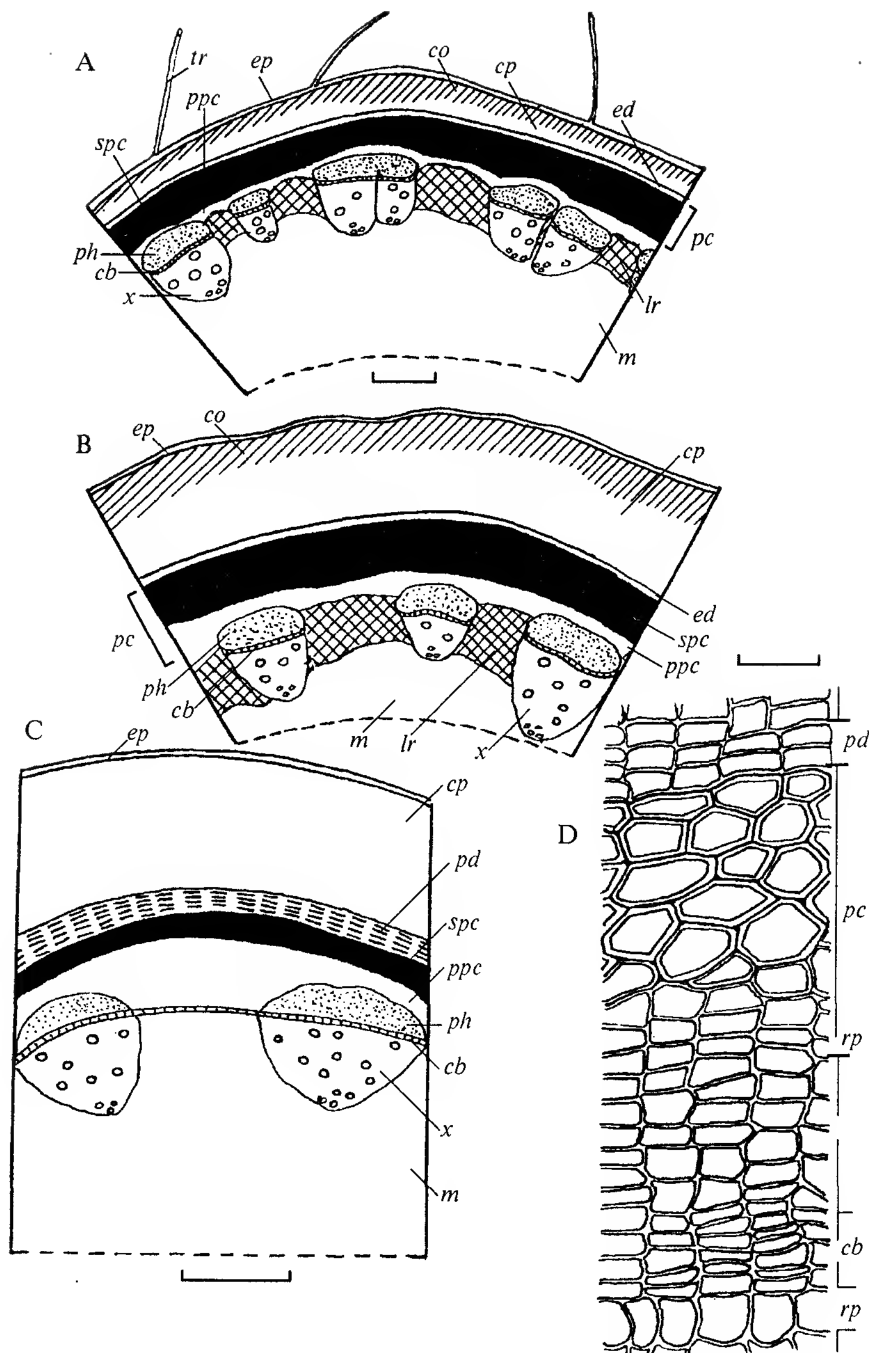


Fig. 3. Aerial shoot and perennial rhizome anatomy in *Geum urbanum* (A, B) and *G. rivale* (C, D).

A — scheme of upper part of the aerial shoot, transverse section; B — scheme of basal part of the aerial shoot, transverse section; C — scheme of the rhizome, transverse section; D — periderm and outer stele, tangential section. *ed* — endodermis, *lr* — lignified primary ray, *m* — medulla; *pc* — pericycle, *ppc* — parenchymal pericycle; *spc* — sclerified pericycle; *rp* — ray parenchyma. Other signs are explained in figs. 1, 2. Bar: A, B — 0.2 mm; C — 0.4 mm; D — 0.05 mm.

are invariably simple, transverse to slightly oblique; homogeneous axial parenchyma bears neither starch nor crystal matters.

Rhizome. Young rhizome differs from the aerial shoot in glabrous epidermis and parenchymal cortex (fig. 3, C) throughout but its innermost layer. The latter is a starch-bearing endodermis. Besides, cells containing a druse of calcium oxalate are scattered in the cortex. It is the endodermis that generates the first phellogen. The phellogen produces 4- to 5-(*G. rivale*) and 7—10-layred (others) phellem of uniform thin-walled cells and 1-layered phelloderm by the end of the first growing season. The periderm increases up to 15—20 cells thick in mature rhizomes; its phellem becomes stratified of alternate 3—7-celled colourless layers and 1-celled brown ones. Whole cortex is doomed to gradually dying and sloughing off after the periderm has developed.

The pericycle (fig. 3, D) is much thinner than its counterpart in the aerial shoot and consists of 4 to 5 outer layers of thick-walled unlignified cells and inner layers of thin-walled cells which are typically in radial files. No hard phloem develops in the rhizome (fig. 3, D). The phloem is radially up to 0.30—0.32 mm wide and characteristic of distinctive radial files of its constituents. The sieve tube members are 3—7 × 220—800 mm; all the sieve plates are simple, transverse to oblique. The axial parenchyma is homogeneous. The multiseriate primary rays only differ from rays of aerial shoot in that they never harden. The secondary rays does not develop.

Novosieversia glacialis

Rosette herb with ~1 cm thick ascending woody rhizome densely enveloped by leaf bases partly merging with the internodes and bracteate flower stocks.

Pedicels have not been anatomised for being highly specialised the pedicel makes its anatomy objectionably comparable with that of typical vegetative bodies of other plants.

Annual rhizome (fig. 4, A) is densely pubescent by long unicellular trichomes with thickened unlignified walls. The outer walls of the epidermal cells are slightly thickened; the cuticle is thin. Approximately 5 layers of brownish parenchyma cells which could be compared to senescent chlorenchyma are situated just beneath the epidermis. Quite homogeneous parenchyma is between the zone of brownish cells and the bundles of eustele of the rhizome. The phellogen arises deeply in the parenchyma (fig. 4, A). Parenchymal cells inside the phellogen store starch contrarily to those outside the developing periderm.

Tangentially wide collateral bundles have only soft phloem 0.17—0.18 mm in radial thickness. Its outer constituents have unevenly thickened cell walls and might be members of underdeveloped «caps» of protophloem fibres. The sieve tubes are slightly tangentially flattened, ca. 7 × 9 mm in diameter; the axial parenchyma is homogeneous, starch-bearing.

Perennial rhizome. Remnants of highly disturbed cortex are usually visible on the surface of the periderm (fig. 4, B). The phellem consists of uniform yellowish cells which are slightly flattened tangentially and have thin walls. Four- to six-layered starch-storing parenchyma whose innermost layer is hardly distinguishable from the outer phloem is to the inside the periderm (fig. 4, B).

The rhizome retains its eustelic structure with wide collateral bundles separated by 0.60—0.70 × 1.40—1.75 mm primary rays (fig. 4, B). The latter consist of homogeneous starch-storing parenchyma. The phloem is 0.15—0.20 mm thick. Neither hard elements nor differentiation into conducting and nonconducting zones occur in the phloem (fig. 4, C). The sieve tube members are 4—5 × 50—55 mm; there is 1 companion cell per sieve tube member (fig. 4, D). The sieve plates are invariably simple. The homogeneous axial parenchyma is starch-storing.

Radial files of shorter parenchymal cells do develop in the phloem (fig. 4, D) but true secondary rays are absent in the sample we have dealt with.

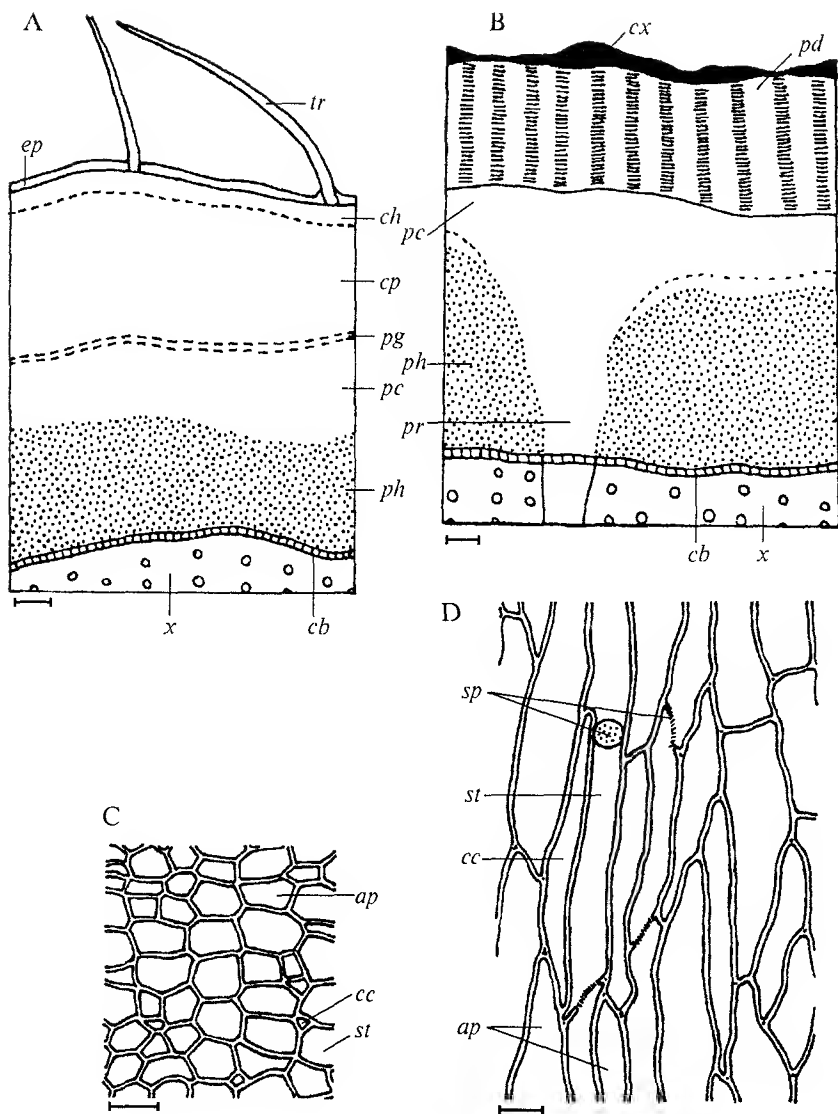


Fig. 4. Rhizome and phloem anatomy in *Novosieversia glacialis*.

A — young rhizome, transverse section; B — mature rhizome, transverse section; C — phloem, transverse section; D — phloem, tangential section. *ch* — chlorenchyma. Other signs are explained in figs. 1—3. Bar: A, B — 0.1 mm; C, D — 0.01 mm.

Orthurus heterocarpus, *O. kokanicus*

Rosette herb with ascending woody rhizomes 6—10 mm in diameter and leafy aerial shoots.

Rhizome. We had only perennial rhizomes of both species for our scrutiny. The rhizome is protected by thin (no more than 14 cell layers) periderm whose phellem consists of uniform colourless thin-walled cells and phelloderm is constituted by 1 to 2 layers of starch-storing cells. Highly obliterated cortex is retained outside the periderm in both species. The endodermis must not have developed outside the periderm as evidenced by the remnants of the cortex. There is no endodermis inside the periderm either.

10—12-layered storage parenchyma is situated just inside the periderm in *O. heterocarpus* but merely few-layered in *O. kokanicus*.

The stele contains a few wide collateral bundles. The phloem 0.55—0.60 mm thick (up to 0.80 mm thick in *O. heterocarpus*) where of ~0.25 mm is a nonconducting zone is composed only of soft elements in distinctive radial files. All elements are tangentially flattened. The sieve tube members range 5—6 × 140—150 mm in *O. heterocarpus* and 5—6 × 11—13 mm in cross section and 75 to 82 mm in length in *O. kokanicus*, the sieve plates are simple in pairs. Each sieve tube memberis associated with a companion cell. The axial parenchyma is fairly homogeneous in the inner conducting phloem and differentiated into storage and crystalliferous ones in the outer conducting and in nonconducting phloem. Crystalliferous cells contain several irregularly prismatic calcium oxalate crystals ~3 × 10 μm and never occur in the same longitudinal files as storage cells.

The primary rays are up to 1 mm wide and high, obscurely heterogeneous in *O. heterocarpus*, homogeneous in *O. kokanicus*, the secondary rays do not develop.

Parageum calthifolium

Rosette herb with ~1 cm thick ascending woody rhizome and bracteate pedicels.

R h i z o m e. We only succeeded in investigating perennial rhizome. Highly disturbed cortex is fragmentarily preserved on its surface. The epidermis seems to have been glabrous and consisted of cells with slightly thickened external walls covered by thin cuticle. When alive, the cortex must have been bulked by homogeneous parenchyma throughout. Thin periderm with homogeneous 5- to 6-layered phellem protects the rhizome. Multilayered zone of thick-walled starch-bearing parenchymal cells underlies the periderm.

The phloem is located in eustelic collateral bundles. It reaches 0.40—0.50 mm in radial wideness and consists only of soft elements. The outer zone of obliterated elements is ca. 0.14 mm wide. Distinctive radial files of phloem constituents are typical of the inner zone in which we have failed to recognise conducting and nonconducting subzones. The sieve tube members are clearly flattened in tangential plane, about 15 × 21 mm in diameter and 90 × 105 mm in length. Each member is associated with a companion cell. Transverse to very oblique sieve plates are invariably simple.

Secondary rays are absent in the plant we have treated. Homogeneous multiseriate primary rays are 0.20—1.30 mm wide and up to 3.70 mm high.

Purshia glandulosa, *P. tridentata*

Deciduous shrubs with erect long-lived skeletal brunches.

A n n u a l   s h o o t is tomentose in *P. tridentata* (fig. 5, A) and pubescent in *P. glandulosa*. The irregularly winding, unicellular hairs have very thick stratified unlignified walls in former species. Shorter subulate unicellular trichomes with thick stratified unlignified cell walls are typical of the latter. Besides, multicellular glands raised on robust muliseriate multicellular stocks are scattered among the trichomes in *P. glandulosa*. Narrow protective cells of the epidermis possess thickened outer walls covered by thin cuticle (fig. 5, B, C) in both.

Either 1(2)-layered thin-walled unlignified hypodermis or angular collenchyma neighbours the epidermis in *P. tridentata* (fig. 5, B). One to two subepidermal layers look like lamellar collenchyma in *P. glandulosa* (fig. 5, C). Homogeneous parenchyma bulks the inner cortex; it contains tiny lacunae and sparse idioblasts bearing a calcium oxalate druse per cell. It is this parenchyma that produces the phellogen just on the inside of the hypodermis/collenchyma in *P. tridentata* and more internally in *P. glandulosa*. Then, the periderm adjoins the subepidermal tissue in the former species (fig. 5, B) and separated from subepidermal collenchyma by 2—4 cells of cortical parenchyma in the latter (fig. 5, C). Those cells die off and become disfigured after the phellem has developed.

Clusters of protophloem fibres, small in *P. tridentata* (fig. 5, A) and larger in *P. glandulosa*, constitute the hard phloem in annual branches. Continuous ring of the soft

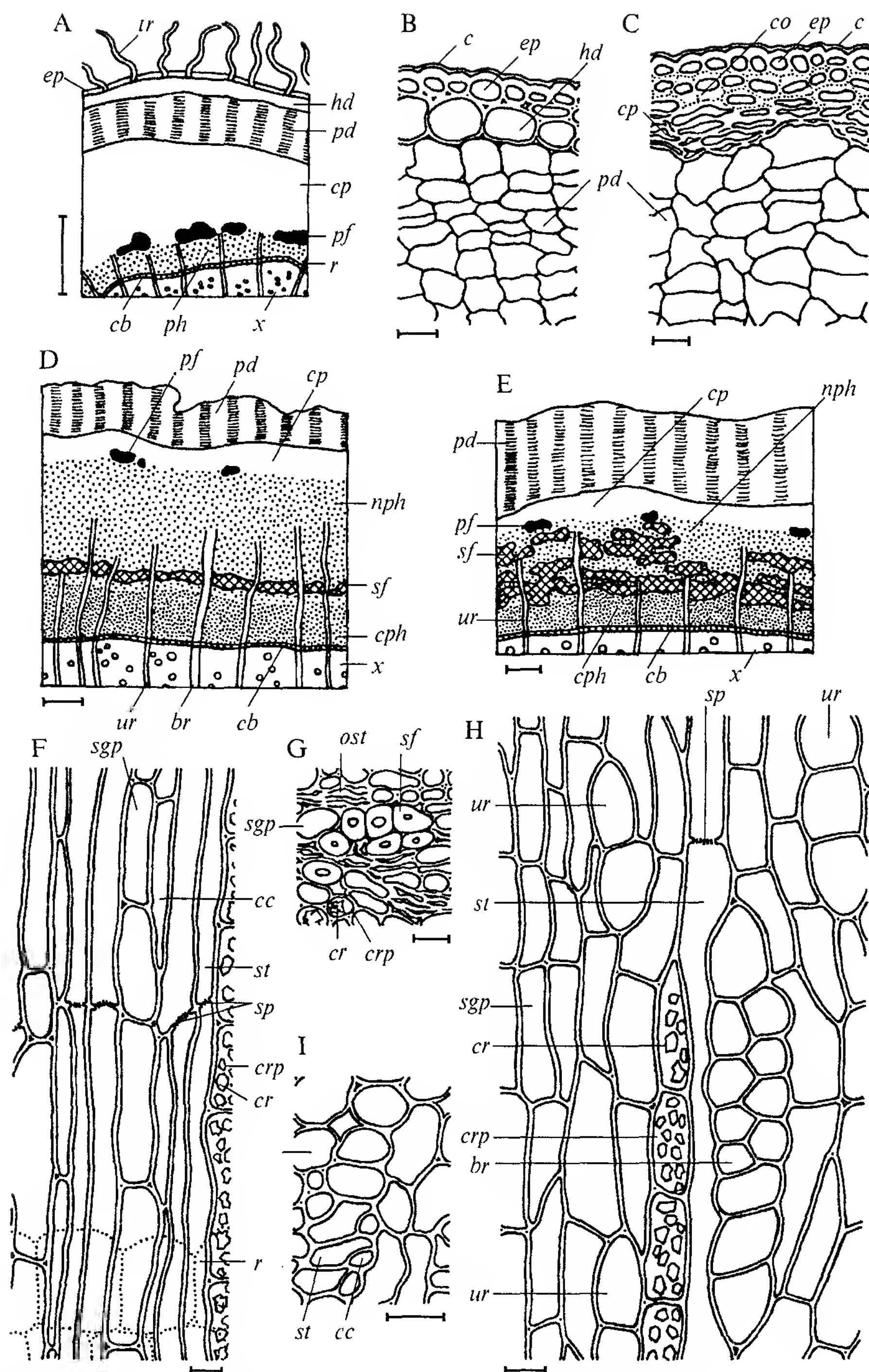


Fig. 5. Stem and phloem anatomy in *Purshia glandulosa* (C, E) and *P. tridentata* (A, B, D, F—I).

A — scheme of the annual stem, transverse section; B, C — outer cortex and periderm, transverse sections; D, E — schemes of the perennial branch, transverse section; F — conducting phloem, radial section; G — nonconducting phloem, transverse section; H — conducting phloem, transverse section; I — conducting phloem, tangential section. *br* — biseriate ray, *c* — cuticle, *cr* — crystal. *crp* — crystal-bearing axial parenchyma, *hd* –hypodermis, *sgp* — storage axial parenchyma: *ur* — uniseriate ray. Other signs are explained in figs. 1—4. Bar: A, D, E — 0.1 mm; B, C, F—J — 0.01 mm.

phloem is 17—25 mm thick in the former and 30—40 mm thick in the latter. Sieve tube members are ca. 3 mm in diameter in *P. tridentata* and 4—5 mm in *P. glandulosa*. All the observed sieve plates were simple, oblique. Axial phloem parenchyma is homogeneous, starch-storing. The rays are mostly uniseriate (hardly visible in *P. tridentata*) (fig. 5, A) but biseriate ones do rarely occur (they might be primary rays, though the primary and the secondary rays can not be distinguished with confidence).

Perennial branch (fig. 5, D, E) is protected by the periderm which has been produced by the first phellogen. The phellem of thin-walled uniform cells clearly shows annual rings. The innermost one consists of translucent colourless cells; the outer ones are brownish. There are conjunctions of the rings along which the phellem cleaves allowing the outer rings to decay with time. As a result, perennial branches bear biennial phellem in *P. tridentata* and 3- to 4-ennial phellem in *P. glandulosa*.

The cortical parenchyma tangentially dilates as the stem thickens; its cells become more loosely-packed.

The boundary between the cortex and phloem is obscure due both to very remote protophloem clusters (fig. 5, D, E) and to similarity between cortical parenchyma and its phloem counterpart. The phloem is 0.85—0.95 mm thick in *P. tridentata* and 0.40—0.45 mm phloem counterpart. The phloem is 0.85—0.95 mm thick in *P. tridentata* and 0.40—0.45 mm thick in *P. glandulosa*; the conducting one varies from 0.08—0.10 mm thick to 0.14—0.17 mm thick, respectively. Diffuse dilatation is typical of both species but it is less regular in *P. glandulosa* because of more irregular architecture of its phloem stereom (fig. 5, E).

Sieve tube members are 5—7 × 95—105 mm in *P. tridentata* and 7—8 × 90—100 mm in *P. glandulosa*. Each of them is associated with a file of 2 to 3 companion cells (fig. 5, F, I). The sieve plates are invariably simple. Small masses of fully obliterated sieve tubes are present in nonconducting phloem where secondary phloem fibres also develop (fig. 5, G). The fibres are mostly aggregated into a ring interrupted by rays in *P. tridentata* (fig. 5, D) and into irregularly anastomosing tangential bands in *P. glandulosa* (fig. 5, E) but few solitary fibres also develop in the formes species. The bulk of axial phloem parenchyma is starch-storing. Besides, longitudinal files of crystal-bearing parenchymal cells are usually separated by the aggregates of secondary phloem fibres. The cells contain numerous prisms or small variable druses of calcium oxalate (fig. 5, H). Both types of phloem parenchyma cells never intermix in the same longitudinal file.

The rays are nearly homogeneous (fig. 5, F) and traceable to inner 1/5—2/3 of the phloem in both species (fig. 5, D, E). The uniseriate ones (fig. 5, H) vary from (2)4—11 cells high in *P. tridentata* to 2—5 cells high in *P. glandulosa*. The multiseriate rays (fig. 5, H, I) are 15 × 115 mm to 15 × 230 mm in *P. tridentata* and ca. 15 mm wide and 80—100 mm high in *P. glandulosa*.

Sieversia pentapetala, *S. pusilla*

Rosette herbs with ascending woody rhizomes about 3 mm in diameter in *S. pentandra* and 0.8— 1 mm thick in *S. pusilla* and bracteate pedicels in (both species).

Perennial rhizomes. We had an opportunity to anatomise only perennial rhizomes of both species. The rhizome is protected by periderm (fig. 5, A). However, highly disturbed cortex is fragmentarily preserved outside the periderm of investigated *S. pusilla*'s rhizome. The epidermis seems to have been glabrous and consisted of cells with thickened external walls covered by thin cuticle. The cortical tissue could have been homogeneous parenchyma except for innermost cells of which very many are smaller, darker, more tightly packed and might have had thickened but unlignified inner and radial walls. They must be considered discontinuous endodermis.

The phellem looks like homogeneous colourless tissue except for its brown outermost cell layer in *S. pentapetala* but phloroglucinol-hydrochloric acid test reveals its stratification in alternate colourless and greenish cell layers. Brown and colourless cell layers alternate in thicker phellem whose ca. 10 innermost cell layers abound with starch in

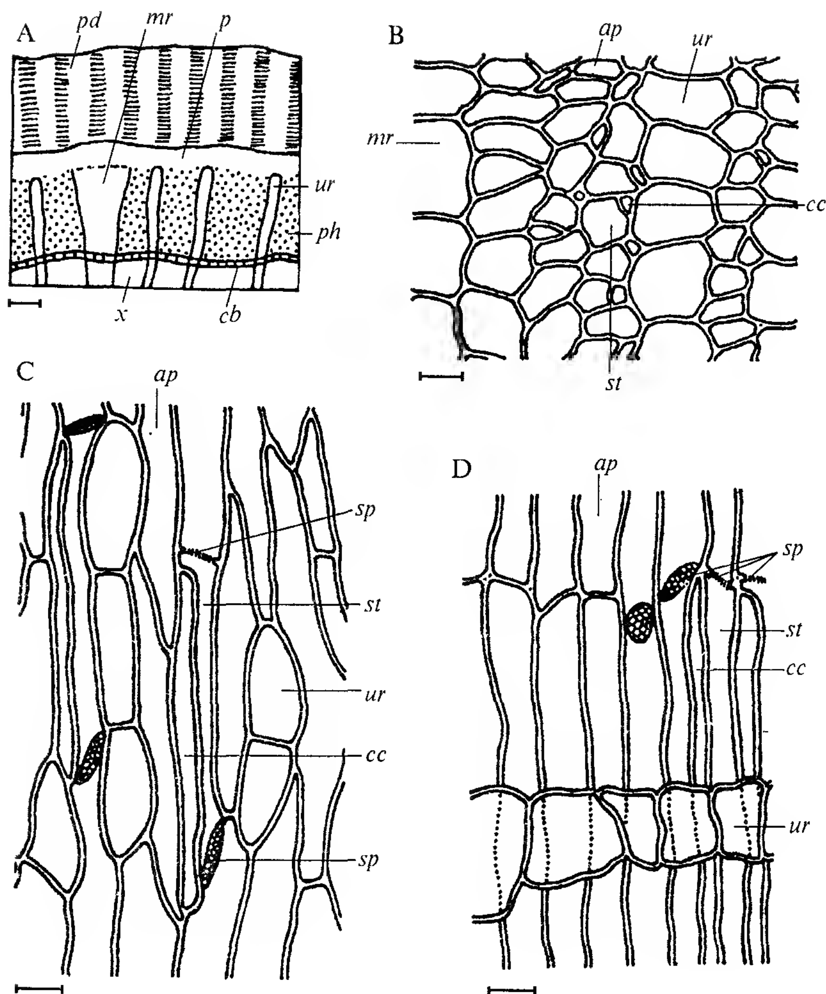


Fig. 6. Rhizome and phloem anatomy in *Sieversia pentapetala*.

A — scheme of the mature rhizome, transverse section; B — phloem, transverse section; C — phloem, radial section; D — phloem, tangential section. *mr* — multiseriate ray. Other signs are explained in figs. 1—5. Bar: A — 0.1 mm; B—D — 0.01 mm.

S. pusilla. Besides, phelloids with thickened unlignified walls are scattered through the phellem in the latter species. Three- to five-layered starch-storing parenchyma adjoins the periderm from the inside.

Rings of the phloem and xylem in juxtaposition constitute the stele of the rhizomes (fig. 6, A). There are no hard elements in the phloem. The phloem ring is 0.17—0.20 mm thick in *S. pentandra* and only 0.03—0.04 mm thick in *S. pusilla*. The sieve tubes members (fig. 6, B—D) are 13—16 × 115—120 mm in *S. pentandra* and 6—10 × 105—115 mm in *S. pusilla*; each of them associates with a companion cell (fig. 6, C, D). The sieve plates are invariably simple in both species. The axial parenchyma is homogeneous, starch-storing.

The rays are homogeneous; *S. pentapetala* has both uniseriate and multiseriate rays while *S. pusilla* seems to possess only uniseriate ones. The uniseriate rays are (1)2—5(7) cells high (fig. 6, C, D); the multiseriate rays range from 0.08 × 0.46 to 0.13 × 0.75 mm.

Rosette herb with ascending rhizome 1—1.2 mm in diameter and bracteate pedicels stocks.

The pedicels have been ignored as these highly specialised organs belong to reproductive component of the plant body rather than to vegetative one and cause comparison between anatomics of both to be fairly contestable.

Annual rhizome. Glabrous epidermis with thick outer cell walls and thin cuticle protects the rhizome (fig. 7, A). One-layered hypodermis (fig. 7, A) consists of starch-storing brown cells with evenly thickened walls. It is underlaid by 1 layer of parenchymal cells that abound with starch. Larger-celled parenchyma with tiny rexigeneous lacunae bulks the cortex; few idioblasts containing a druse of calcium oxalate per cell are scattered through the parenchyma. The innermost cortical layer (fig. 7, A) bears abundant tannic acid and must be compared to the endodermis though its cells lack wall thickenings typical of that tissue.

Storage 4- to 5-layered parenchymal pericycle neighbours the endodermis. It is its outermost cell layer that produces the phellogen (fig. 7, C). Distant collateral bundles constitute the eustele of the rhizome (fig. 7, A). Phloem 0.10—0.15 mm thick consists of soft elements; sieve tubes are 7—10 mm in diameter; sieve plates are simple; axial parenchyma is homogeneous, storing starch. Wide primary rays are only present.

Perennial rhizome retains the cortex which is, however, dead and completely disfigured (fig. 7, B). The periderm is few-layered with homogeneous phellem; the parenchymal pericycle abounds with starch.

The xylem ray parenchyma lignifies and simulates thus wooden ring but the stele is still really eustelic in perennial rhizome. The phloem of the bundles radially increases up to 0.15—0.25 mm. Whole phloem is soft (fig. 7, B). Members of clustered sieve tubes (fig. 7, D) are 7—10 × 120—130 mm and accompanied each by 1 companion cell (fig. 7, E); sieve plates are invariably simple. All the cells of axial parenchyma are uniform, storage.

Primary rays are homogeneous; secondary rays do not develop in the species.

Discussion

The site where the first phellogen originates has elsewhere been shown to be significant for classifying *Rosaceae* segregates (Lotova, Timonin, 1998, 1999a, b, c, 2000, 2001). Therefore, determination of the site would be crucial to taxonomic treatment of the *Dryadeae* — *Geeae* group. Sadly enough, it cannot be revealed with confidence in very many investigated specimens.

The first phellogen is evidently produced by the outermost pericycle cells in *Waldsteinia ternata* and by the innermost cortical cells in three *Geum* species. The cortex has been too poorly preserved in rhizome of *Sieversia pusilla*, but if our interpretation of the tissue just outside the periderm as being discontinuous endodermis was correct, then the pericyclic origin of the first phellogen would be evidenced. All tissues outside the periderm have decayed in investigated rhizome of *S. pentapetala*. So, pericyclic origin of the first phellogen cannot be proved directly here but it is sufficiently evidenced by close allience between the two investigated *Sieversia* species.

In *Dryas octopetala*, when arising on the inside of protophloem fibres, the first phellogen is undoubtfully produced by the phloem parenchyma. When developing just outside the fibres, it is most likely to be formed by the innermost cortex. This assumption is contestable though, as there is no sign of the endodermis in the species. Nevertheless, since woody stems have usually no pericycle (Razdorsky, 1949) the producer of the phellogen should be the innermost cortex.

The first phellogen appears just to the inside of the 1-layered hypodermis in *Purshia tridentata* and more internally in *P. glandulosa*. The cortex is incredible to consists of 1

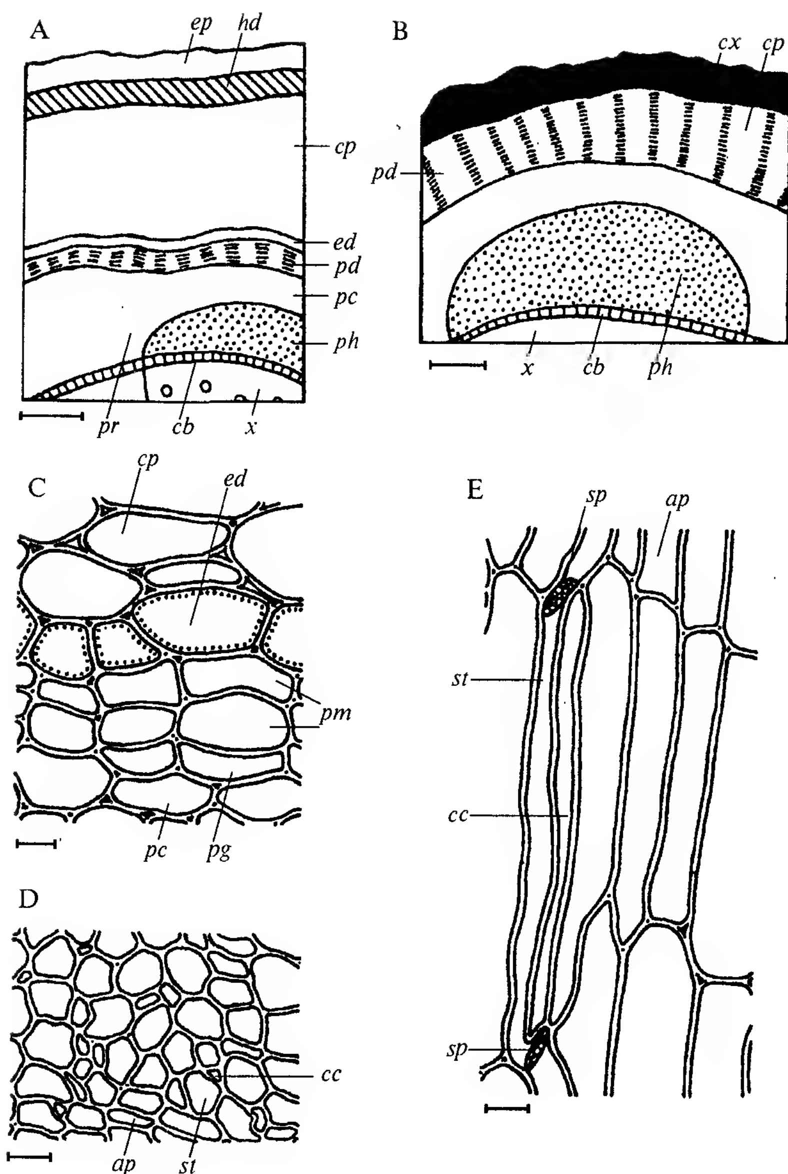


Fig. 7. Rhizome and phloem anatomy in *Waldsteinia ternata.*

A — scheme of the young rhizome, transverse section; B — scheme of the mature rhizome, transverse section; C — developing phellogen, transverse section; D — phloem, transverse section; E — phloem, radial section. *pm* — phellem. Other signs are explained in figs. 1—6. Bar: A, B — 0.1 mm; C—E — 0.01 mm.

cell layer. Additionally, species of the same genus would hardly be essentially different in the sites covere the first phellogen is generated. Both reasons prompt us to assume that the first phellogen develops in the middle cortex in *Purshia* species.

All parenchyma between periderm and vascular bundles is surely homogeneous in *Novosieversia glacialis.* We suspect the periderm to mark the boundary between the cortex and the stele in the species by analogy with other herbaceous representatives of *Rosaceae* (Lotova, Timonin, 1998, 1999a, b, c, 2000, 2001) but we have failed to establish definitely whether it is the innermost cortex or outermost pericycle that generates the first phellogen

in plant under consideration. It must also be the case of the periderm development in *Acomastylis rossii*, *Coluria geoides*, *Erythrocoma triflora*, *Orthurus* spp., and *Parageum calthifolium*.

Anyway, the group is diverse regarding the sites where the first phellogen is produced but taxonomic bearing of the character still needs to be were clearly understood.

Growth habit deeply affects the anatomy of the axial organs which reflects their functional specialisation. Stele architecture of branches in shrubs is radically different from that of both aerial shoot and rhizomes in herbs: the first is juxtaposed rings of phloem and xylem, the second is an eustelic set of collateral bundles (except for *Sieversia* spp.). No herbaceous representative has stereom in its secondary phloem in contrast to woody members. Moreover, herbaceous plants lack protophloem fibres in their rhizomes, though they are typical of shrubby species. *Geum* species contrast with both shrubs and other herbs in having kind of pericyclic fibres. Histology of the phloem is strikingly similar through the group, but only shrubby representatives, *Coluria* and *Orthurus* demonstrate crystalliferous axial parenchyma in their phloems. Co-occurrence of both crystalliferous parenchyma and secondary phloem stereom in shrubby species confirms Holdheide's (1951) statement that stereom development somehow by-products abundant oxalate anions, poisonous for protoplasm. They are immobilised as crystals in the parenchyma cells. What causes the crystalliferous axial parenchyma in *Coluria* and *Orthurus* species bereft of phloem fibres still needs to be revealed.

Therefore, the *Dryadeae* — *Geeae* group can naturally be re-arranged into woody and herbaceous assemblages each of them is worth being further divided.

Dryas and *Purshia*, as shrubs, share very many characters of the cortex and phloem. The secondary phloem in the former genus even looks like overdeveloped variant of that in the latter. Different sites of the first phellogen origin preclude, however, clustering the two.

Herbaceous taxa, in turn, can be subdivided at least into 2 groups. In members of the first, the rhizome retains eustelic pattern, characteristic of herbs (Dormer, 1946), when it ages. The group can reasonably be called «pachyrhizomatous» on the analogy of «pachycaulous» plants since its representatives mostly have thick (0.5—1 cm in diameter), slightly fleshy rhizomes due to advanced parenchyma of both medulla and giant primary rays though but 1—1.2 mm thick rhizome is inherent in sampled *Waldsteinia ternata*. The second group includes plants whose ageing rhizomes develop juxtaposed rings of secondary phloem and xylem traversed by rather narrow rays which are typical of trees and shrubs (Dormer, 1946). This group has accordingly been called «leptorhizomatous» regarding that investigated sieversias' rhizomes range 0.8—1 mm to ~3 mm in diameter. The diameter of the rhizome *per se* is not a determinant of the groups, however, but patterns of the steles.

The pachyrhizomatous group contains our operational genera *Acomastylis*, *Coluria*, *Geum*, *Erythrocoma*, *Novosieversia*, *Orthurus*, *Parageum*, and *Waldsteinia*. Undoubtedly pericyclic origin of the first phellogen in *Waldsteinia* confirms Hegi's (1993) *Waldsteinia*-group as opposed to *Geum* alliances. Notwithstanding, *Geum* contrasts with its putatively close relatives in possessing hard outer pericycle and endodermis that definitely produces the first phellogen. Its relatives, on the contrary, have neither the hard pericycle nor the borderline between the pericycle and the cortex, thereby, the site where their first phellogen appears cannot be established with confidence. Therefore, *Acomastylis*, *Erythrocoma*, *Novosieversia*, and *Parageum* could be combined, if so, with each other as segregates of a genus yet separate from the *Geum*. *Coluria* and *Orthurus* show a close affinity to *Acomastylis* — *Parageum* assemblage but contrast with them by possessing crystal-bearing axial parenchyma. So, the two would be better placed near to but separate from the assemblage. Anyway, *Geum* seems to be rather isolated from its former segregates.

The leptorhizomatous group includes genus *Sieversia* that shows «arborescent» pattern of its secondary phloem. Modern taxonomists usually subordinate *Sieversia* to *Geum* as a segregate of the latter (Kalkman, 1988; Hegi, 1995; Takhtajan, 1997). This concept has

not been corroborated by the present investigation. On the contrary, it is the most striking result of our study that if the taxonomy of the group were primarily based on phloem structure, *Sieversia* would be better nested among shrubby *Dryas* and *Purshia* instead of being placed within *Geum* affinity. Anyway, we insist that leptorhizomatous group should be advanced to the same rank as a rank of *Dryas*- and *Purshia*-groups.

Acknowledgements

We are deeply indebted to Drs A. A. Kozhevnikova and S. Rosenfeld, Faculty of Soil Sciences, MSU, S. Sukhov, Botanical Garden, MSU for sampling some species. We are also very grateful to Dr. I. A. Gubanov, Herbarium of MSU, Dr. N. B. Belanina, MHA, Moscow, who gave us permission to use herbarium specimens for our study. The financial support from the Russian Foundation for Basic Researches is also appreciated.

LITERATURE CITED

Dormer K. J. Anatomy of the primary vascular system in dicotyledonous plants // Nature. 1946. Vol. 158. N 4032. P. 737—739.

Focke W. O. Rosaceae // Engler A., Prantl K. A. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1894. Teil 3. Abt. 3. S. 1—61.

Hegi G. Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Berlin e. o., 1995. Bd IV. Teil 2A. Spermatophyta: Angiospermae: Dicotyledones 2(2). X + 693 S.

Holdheide W. Anatomie mitteleuropäischer Gehölzrinden // Handbuch der Mikroscopie in der Technik. Bd 5. Teil 1. Frankfurt am Main, 1951. 193 S.

Kalkman C. The phylogeny of the *Rosaceae* // Bot. J. Linn. Soc. 1988. Vol. 98. N 1. P. 37—59.

Lotova L. I., Timonin A. C. Anatomy of cortex and secondary phloem of *Rosaceae*. 2. *Spiraeoideae* except *Spiraeeae* and *Lyonothamneae* // Bot. J. (St. Petersburg). 1998. Vol. 83. N 9. P. 14—27.

Lotova L. I., Timonin A. C. Anatomy of cortex and secondary phloem in *Rosaceae*. 3. *Quillajoideae* // Bot. J.(St. Petersburg). 1999a. Vol. 84. N 2. P. 34—41.

Lotova L. I., Timonin A. C. Anatomy of cortex and secondary phloem in *Rosaceae*. 4. *Roseae* and *Ulmarieae* (*Rosoideae*) // Bot. J. (St. Petersburg). 1999b. Vol. 84. N 3. P. 33—43.

Lotova L. I., Timonin A. C. Anatomy of cortex and secondary phloem in *Rosaceae*. 5. *Kerrieae* and *Cercocarpeae* (*Rosoideae*) // Bot. J. (St. Petersburg). 1999c. Vol. 84. N 9. P. 10—20.

Lotova L. I., Timonin A. C. Anatomy of cortex and secondary phloem of *Rosaceae*. 6. *Rubeae* and *Adenostomeae* (*Rosoideae*) // Bot. J. (St. Petersburg). 2000b. Vol. 85. N 11. P. 21—28.

Lotova L. I., Timonin A. C. Anatomy of cortex and secondary phloem of *Rosaceae*. 7. *Rosoideae — Potentilleae* // Bot. J. (St. Petersburg). 2001. Vol. 86. N 4. P. 12—33.

Razdorsky V. F. Plant Anatomy. Moscow, 1949. 524 p. [in Russ.].

Takhtajan A. Systema magnoliophytorum. Leningrad, 1987. 439 p. [in Russ.].

Takhtajan A. Diversity and classification of Flowering Plants. New York, 1997. X + 643 p.

Lomonosov Moscow State University
E-mail: timonin@3.hiplants.bio.msu.ru

Received 2 VI 1999

SUMMARY

The cortex and phloem anatomy in the species of *Acomastylis*, *Coluria*, *Dryas*, *Erythrocoma*, *Geum*, *Novosieversia*, *Orthurus*, *Parageum*, *Purshia*, *Sieversia*, and *Waldsteinia* does not fully confirm any available version of group taxonomy. Four groups of equal ranks could be assembled on the base of phloem design: *Purshia*- (*Purshia*), *Dryas*- (*Dryas*), leptorhizomatous herbs- (*Sieversia*) and pachyrhizomatous herbs-group (the others). The latter may be divided into *Waldsteinia*-(*Waldsteinia*) and *Geum*-subgroups. *Acomastylis*, *Erythrocoma*, and *Novosieversia* might be rearranged into one genus closely related to *Coluria* and *Orthurus* which we considered as one genus too. No one of them would be combined with *Geum*. The phloem design gives no reason to include *Sieversia* into *Geum*. *Sieversia* is similar to shrubby representatives of the group because of its arborescent phloem pattern.

УДК 581.829

© Т. И. Кравцова

СТРОЕНИЕ ПЕРИКАРПИЯ У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ТРИБЫ *BOEHMERIEAE* (*URTICACEAE*)

T. I. KRAVTSOVA. PERICARP STRUCTURE IN THE REPRESENTATIVES OF THE TRIBE *BOEHMERIEAE* (*URTICACEAE*)

У представителей всех родов трибы *Boehmerieae* изучено анатомическое строение стенки плода, состоящего в большинстве родов из перикарпия и дополнительного покрова, образованного околоцветником. Выделено 7 структурных типов перикарпия и несколько вариантов, различающихся по особенностям экзо- и мезокарпия, форме минеральных отложений, наличию кремнезема в клеточных оболочках; рассмотрены возможные направления эволюции перикарпия. Обсуждается значение карполого-анатомических признаков для систематики и филогении трибы.

Ключевые слова: *Boehmerieae*, *Urticaceae*, перикарпий, дополнительный покров плода, анатомия, эволюция.

Триба *Boehmerieae* включает 19 родов и около 250 видов (Friis, 1989) в основном древесных растений, не снабженных жгучими волосками. Она имеет пантропическое распространение, лишь виды рода *Boehmeria* заходят в области с умеренным климатом. Большинство родов — монотипные или олиготипные, распространены в тропиках Старого, либо Нового Света (преимущественно в Ю.-В. Азии и на островах Тихого океана), часто имеют ограниченный ареал. Представители более крупных родов *Boehmeria* и *Pouzolzia* встречаются в обоих полушариях. В трибе *Boehmerieae*, в отличие от триб *Urticeae* и *Elatostemeae*, околоцветник пестичных цветков трубчатый или редуцирован, а рудимент завязи в тычиночных цветках имеет другое строение (Weddell, 1856—1857, 1869; Friis, 1989). Признаком, отличающим бемериевые от других триб семейства, является (по Weddell, 1856—1857) отсутствие обвертки соцветия, а от *Forsskaoleae*, кроме того, — строение тычиночного цветка.

С трибой бемериевых связаны многие проблемы систематики сем. *Urticaceae*. I. Friis (1989) не исключает возможности ее объединения с трибами *Parietarieae* и *Forsskaoleae*, или, по крайней мере, с первой, так как *Parietarieae*, очевидно, не имеют специфических признаков. Неясность границ между этими трибами отмечала И. А. Грудзинская (1986), что было подтверждено результатами сравнительно-карпологического изучения трибы *Parietarieae* (Кравцова, 1992). Триба бемериевых является гетерогенной по данным сравнительной анатомии древесины (Bonsen, ter Welle, 1984) и листа (Bigalke, 1933, цит. по: Bonsen, ter Welle, 1984). Деление на подтрибы, осуществленное H. A. Weddell (1854, 1856), по мнению Friis (1989), не выдержало испытания временем. C. M. Wilmot-Dear (1989) отметила, кроме того, что границы между родами часто являются недостаточно четкими, и система трибы заслуживает ревизии.

В предыдущих работах (Кравцова, 1992, 1997) было показано большое значение сравнительной анатомии плода для систематики других триб сем. *Urticaceae*. Цель настоящей работы состоит в изучении структуры стенки плода (перикарпия и дополнительного покрова) в трибе *Boehmerieae* и использовании этих, ранее не исследованных, признаков для решения вопросов ее систематики.[1]

[1] В статью включены результаты совместного с I. Friis и C. M. Wilmot-Dear исследования морфолого-анатомического строения плодов в роде *Pouzolzia* и *Boehmeria* Нового Света, составляющие отдельные публикации (Kravtsova et al., 2000; Kew Bulletin, in press).

Материал и методика

Изучены представители всех 19 родов трибы (81 вид). Материалом для работы послужили зрелые плоды, полученные из Гербариев LE, K и др., а также из ботанических садов по обмену семян.

Изученные образцы

Archiboehmeria C. J. Chen. 1 вид : *A. atrata* (Gagn.) C. J. Chen: Vietnam, Balansa 2499 (LE).

Astrothalamus C. B. Robins. 1 вид : *A. reticulatus* (Wedd.) C. B. Robins.: N. Borneo, Sandakan, 8 IV 1963, T. Ah. Wing, S. A. N. 35476 (K); N. Borneo, Cuandra, A. 1051 (K).

Boehmeria Jacq. Изучено 19 видов из ~ 50 : *B. aspera* Wedd. : Peru, (May, 1863), Pearee sn. (K); Colomhia, Zarucchi et al. 6078 (K), и др.; *B. biloba* Wedd. : Bot. Gard. Tohoku Univ., Sendai, Japan; *B. bullata* Kunth subsp. *coriacea* (Killip) Friis et Wilmot-Dear : Ecuador, Berg 1288 (A); Ecuador, Andre K. 1687 (K), и др.; *B. caudata* Sw. : Brazil, St. Hilaire 99 (K); Brazil, Glaziou 15425a (K), и др.; *B. celtidifolia* Kunth : Ecuador, Zak 1808 (K); Ecuador, Hall 9 (K); *B. cylindrica* (L.) Sw. : Cuba, Grudzinskaya 443 (LE); N. America, Roek River Valley, ex Hb. G. D. Swezey (LE); Paraguay, Fiebrig 6149 (K), и др.; *B. formosana* Hayata : China, C. H. Wang et al. 1337 (LE); *B. holosericea* Bl.: Bot. Gard. Tohoku Univ., Japan, и др.; *B. japonica* Miq. : Orto Bot. dell'Univ. Padova, Itali, и др.; *B. nivea* (L.) Gaud. : Orto Bot. dell'Univ. Padova, Italia; (*B. nipono-nivea*) Japan, Kyoto, S. Masuda 96842 (LE), и др.; *B. pavonii* Wedd. : Ecuador, Holm-Neilsen 21577 (K); Brazil, Glaziou 9591 (K), и др.; *B. platanifolia* Franch. : Orto dell'Univ. Padova, Italia; *B. platyphylla* D. Don : China, C. H. Wang et al. 1281 (LE); China, Chen Shao-chin et al. 67 (LE); *B. radiata* Burger : Gautemala, Smith 1869 (K); Guatemala, Standley 58134 (K); *B. ramiflora* Jacq. : Venesuela, Pittier 11280 (K); Ecuador, Berg 126 (K); West Indies, Grenada, Beard 1323 (K); Costa Rica, Skutch 2562 (K), и др.; *B. repens* (Griseb.) Wedd. : Cuba, Ekman 15637 (K); Hispaniola, Ekman 5768 (K), и др.; *B. tricuspis* (Hance) Makino : Hortus Bot. Pekinensis, и др.; *B. zieboldiana* Bl. : Bot. Gard. Tohoku Univ., Japan; *B. ulmifolia* Wedd. : Mexico, Galeotti 311 (?type; Vera Cruz) (K); Galeotti s. n. (Xalapa; no date) (K).

Chamabainia Wight. Изучен 1 вид из 2 : *C. cuspidata* Wight : India, E. Bengal, Hb. Griffith 456 (LE); India, Darjelling, C. B. Clarke 35220 (LE); Philippines, Mindanao, VIII 1909, N 11541 (LE).

Cypholophus Wedd. Изучено 3 вида из 15 : *C. macrocephalus* Wedd. : Philippinae, Cuming 768 (LE); Philippines, Luzon, A. D. E. Elmer 7481 (LE); *C. mollucanus* (Bl.) Miq. : N. Borneo, Mt. Kinabalu, W. L. Chew et al. 269 (LE); Philippines, Mindanao, A. D. E. Elmer 10865 (LE); *C. rufescens* Wedd. : Java, ex Hb. Lugduno-Batavo (LE).

Debregeasia Gaud. Изучено 3 вида из 4 : *D. velutina* Gaud. : India, Sikkim, Hb. Falconer 1361 (LE); Hortus Bot. Coimbra, Portugal; *D. saeneb* (Forssk.) Hepper et Wood: India, Ran-gunga riv. Kumaon, R. Strachey, J. E. Winterbottom 14 (LE); *D. wallichiana* (Wedd.) Wedd. subsp. *wallichiana* : India, Sikkim, G. King 2024 (LE), subsp. *ceylanica* (Hook. f.) Wilmot-Dear: Ceylon, Thwaits 220 (LE).

Gibbsia Rendle. Изучен 1 вид из 2 : *G. insignis* Rendle : New Guinea, Sands 2482 (K).

Leucosyce Zoll. et Mor. Изучено 3 вида из ~ 35 : *L. australis* Unruh var. *solomonensis* (Unruh) Chew: Solomon Isl., San Cristobal, T. C. Whitemore 6353 (LE); *L. candidissima* Wedd. : Sumatra, H. O. Forbes 1467 (LE); *L. capitellata* Wedd. : N. Borneo, Mt. Kinabalu, W. L. Chew et al., RSNB 2583 (LE).

Maoutia Wedd. Изучено 2 вида из 15 : *M. diversifolia* Wedd. : Sumatra, H. S. Yates 2295 (LE); *M. puya* (Hook.) Wedd. : India, Sikkim, C. B. Clarke 36235 (LE); Sumatra, H. O. Forhes 2080 (LE).

Myriocarpa Benth. Изучено 3 вида из 18 : *M. longipes* Liebm.: Mexica, Alush Shiltom Ton 3794 (LE); *M. stipitata* Benth. : Central Bot. Garden, Moscow; *M. yzabalensis* (J. D. Smith) Killip : Barro Colorado Isl., Canal zone, E. Wetmore, Cebbe 14 (LE).

Neodistemon Babu et A. N. Henry. 1 вид : *N. indicum* (Wedd.) Babu et A. N. Henry: Thailand, Kerr 4565 (K); Bangladesh, Griffith 4581 (K), et al.

Neraudia Gaud. Изучено 2 вида из 35 : *N. melastomaefolia* Gaud. : Hawaii, O-Wahu, Chamisso (LE); Hawaii, Kanai, Kaholuamanoa above Waimea, A. A. Heller (LE); Hawaii, Vahu, Eseholtz (LE); *N. sericea* Gaud. : Hawaii, Catera montium cuea, Manva Valley, 14 V 1854, N 147 (LE).

Nothocnide Blume. Изучено 3 вида из 5 : *N. discolor* (C. B. Robins.) Chew : Philippines, Mindanao, Elmer 13859 (K); Philippines, Mindanao, A. N. U. 1688 (K); *N. melastomatifolia* (K. Sch.) Chew : New Guinea, Foseman et al. 9F45766 (K); *N. mollissima* (Bl.) Chew : Sumatra, Corzing 12776 (K); Java, Jacobs 4801 (K).

Oreocnide Miq. (incl. *Villebrunea* Gaud. ex Wedd.). Изучено 3 вида из ~ 15 : *O. frutescens* (Thunb.) Miq. : India, Shillong, Khasia, C. B. Clarke 44130 E (LE); *O. integrifolia* (Gaud.) Miq. : India, Sikkim Himalaya, D. Smith 1191 (LE); *O. rubescens* (Bl.) Miq. : N. Borneo, Mt. Kinabalu, W. L. Chew et al. RSNB 120 (LE).

Phenax Wedd. Изучено 3 вида из 12 : *P. ballotaefolius* Wedd. : Bolivia, Yungas 475 (LE); *P. laevigatus* Wedd. : Argentina, J. Henera 358 (LE); *P. sonnerattii* (Poir.) Wedd. : Brasil, P. Carauta et al. 1553 (LE).

Pipturus Wedd. Изучено 4 вида из ~ 20 : *P. asper* Wedd. : Philippines, Luzon, Elmer 8488 (LE); *P. arborescens* (Link) C. B. Robins. : Philippines, Luzon, H. H. Barthlett 14707 (LE); Manilla, Mertens (LE); *P. argenteus* Wedd. : Queensland Hb., Tamborine Mt., C. T. White 12708 (LE); *P. kauaiensis* A. A. Heller : Hawaiian Isl., Kauai, A. A. Heller 2428 (LE).

Pouzolzia Gaud. (incl. *Hyrtanadra* Miq. & Memorialis (Bennet) Buch.-Ham. ex Wedd.). Изучено 27 видов из ~ 40 : *P. arachnoidea* (Walp.) Wedd. : Philippines, Mindavo, 1492 (LE); Philippines, Edano 39498 (K), и др.; *P. aspera* Wight : India, Anamalia (1857), Wight ?36 (K); Herb. R. H. Beddome, Dec. 1885 (ex Herb. Mus. Britt. N 7625) (LE), и др.; *P. conglobata* (Bl.) Miq. : Java, Danser 6094 (L); Java, Koorders 26354 B (BO);

P. cymosa Wight: India (1855), Wight s. n. (B); India, Nilgiri, Wight s. n., (Oct. 1852) (K); *P. denudata* de Eildem. et Th. Dur., Uganda, Synnott 721 (K); Ghana, Morton 9652 (K), и др.; *P. fadenii* Friis et Jellis: Kenya: Verdcourt 1858 (K); Kenya: Faden et Faden 74/1092 (K), и др.; *P. formicaria* (Wedd.) Wedd.: Peru. Arvalo 445 (K); Peru, Vasques et al. 3605 (K) *P. gaudichaudii* Leandri: Madagascar, Keraudren 1508 (K); Madagascar, Phillipson 2914 (K); *P. guatemalana* var. *nivea* Watson: Mexica, C. G. Pringle 2561 (LE); *P. guineensis* Benth.: Tanzania, Kahurananga et al. 2651 (K); Abyssinia, Shimper 1433 (LE); *P. hirta* (Bl.) Hassk.: India, Viswanathan MVV 377 (MH); India, Chamba, Thompson s. n. 6/6/48 (K); China, Yunnan, C.-Wang 78456 (LE), и др.; *P. laevigata* (Poir.) Gaud.: Mauritius, Coode, 5603 (K); *P. laevis* (Wedd.) Wedd. Brazil. Plowman et al. 8558 (K) (fruits unripe); *P. mixta* Solms.: Tanzania, Bidgood et al. 909 (K); Ethiopia: de Wilde 7963 (K), и др.; *P. nudiflora* (Willd.) Friis et Wilmot-Dear: Venezuela, H. Pittier 13317 (MO); *P. obliqua* (Wedd.) Wedd.: Colombia, Brant et al. 1516 (K); Panama, Stern et al. 306 (LE), и др.; *P. occidentalis* (Liebm.) Wedd. var. *occidentalis*: Mexico, Hinton et al. 10106 (K); Panama, W. L. Stern et al. 359 (LE); var. *palmeri* (S. Watson) Friis et Wilmot-Dear: Mexica, Jalisco, E. Palmer 116 (LE) (fruits unripe); *P. parasitica* (Forssk.) Schweinf.: Africa, Zambia, Richards 4084 (K); Tanzania, Lovett 1545 (K), и др.; *P. pentandra* (Roxb.) Ben. et Br. subsp. *pentandra*: India, Mooney 1522 (K); Bengal, Silijori, C. B. Clarnse 26499 (LE), и др.; subsp. *wightii* (Benn. et Br.) Friis et Wilmot-Dear: E. India, Wight 2702 (LE); Indygul, Wallich 4600 B, Hb. Wight (LE), и др.; *P. poeppigiana* (Wedd.) Killip: Peru, Mexia 8207 (K); Peru, Hrb. Fischer 3044 (LE), и др.; *P. pringlei* Greenm.: Mexica, Greenman, 6736 (LE) (fruits unripe); *P. rubricaulis* (Bl.) Wedd.: Philippines, Luzon, Merril 4390 (K); Java: Koorders 276000b (K), и др.; *P. sanquinea* (Bl.) Merril subsp. *sanguinea* var. *sanguinea*: China, N. K. Chun 43559 (LE); India, Sikkim, Clarnse 35874 F (LE), и др.; var. *fulgens* (Wedd.) Hara: India, Khasia, Rulton 21918 (LE); var. *cinerascens* (Bl.) Wedd.: Sumatra, Yates 2411 (A); Sumatra: Jacobson s. n. (VIII 1924) (K); subsp. *elegans* (Wedd.) Friis et Wilmot-Dear: Taiwan, T. Tanaka, J. China 11183 (LE); Yunnan, 1984 Sino-American Bot. Exped. 1087 (A), и др.; *P. scaberrima* Killip: Colombia, Santa Marta, Smith 1436 (LE); *P. shirensis* Rendle: Malawi: Brummitt 8486 (K); Malawi: Scott-Elliot 8679 (K, Type); *P. triandra* (Bl.) Bl.: Ceylon, Thwaites c. p. 2187 (LE); Taiwan: Chao 648 (K); *P. zeylanica* (L.) Benn. et Br.: China, Hunan, Chew et al. 792 (K); India, Kashmir. N 23522 (LE), и др.

Sarcochlamys Gaud. 1 вид — *S. pulcherrima* Gaud.: Bhutan, Griersan et Long 1525a (K).

Touchardia Gaud. 1 вид: *T. latifolia* Gaud.: Hawaii, Honolulu, O. Degener (LE).

Для анатомических исследований плоды предварительно размачивали в смеси глицерин-спирт-вода (1 : 1 : 1). Поперечные срезы толщиной 12 и 24 мкм делали в средней части плода с помощью замораживающего микротома. Эндокарпий в плане изучали на отпрепарированных фрагментах перикарпия. Для микрохимических реакций использовали флороглюцин и серную кислоту, плавиковую кислоту, алциановый синий, метиленовый синий, судан IV, хлорное железо. Поверхность плодов, их структура на сколах и поверхностях, обнажившихся при расслоении перикарпия, были изучены с помощью сканирующего электронного микроскопа JSM-35C.

Результаты исследований

Морфология плода

Плоды представителей трибы *Boehmerieae* — мелкие ореховидные или костянковидные, у большинства родов заключены в трубчатый, отделяющийся (легко или с трудом) либо не отделяющийся дополнительный покров из околоцветника, строение и консистенция которого разнообразны. Этот покров может быть: 1) сухим пленчатым, не структурированным, отделяющимся или не отделяющимся (*Archiboehmeria*, *Astrothalamus*, *Chamabainia*, *Boehmeria*); 2) сухим, твердым и хрупким или слегка мясистым, с трудом отделяющимся, структурированным, часто с ребрами или крыльями вдоль проводящих пучков (*Neodistemon*, *Pipturus*, *Pouzolzia*); 3) мясистым, свободным или не отделяющимся, при высыхании пленчатым бесструктурным, иногда едва различимым (*Cypholophus*, *Debregeasia*, *Sarcochlamys*, *Touchardia*); 4) мясистым или слегка мясистым, хорошо развитым, структурированным, плотно соединенным со стенкой завязи и плода (*Nothocnide* и *Oreocnide*); в плодах *Oreocnide* он покрыт в основании мясистой купулой, образованной разросшейся плодоножкой; 5) мясистым свободным, сильно разросшимся и значительно превышающим длину плода, при высыхании непленчатым (*Neraudia*). В родах *Leucosyce*, *Maoutia*, *Myriocarpa* и *Phenax* (составляющих отдельную подтрибу) околоцветник пестичного цветка отсутствует или редуцирован. У *Phenax* плод заключен в пленчатые брактеи.

Плоды, как и цветки, в основном объединены в клубочки, которые располагаются по 1—2 в пазухе листьев или по несколько на специализированных побегах. Во

многих родах плоды собраны в густые головчатые или колосовидные соплодия, развивающиеся на основе сложных соцветий, а у *Astrothalamus* скучены на более или менее мясистом лопастном цветоложе с завернутым краем. Цветоложе клубочков часто мясистое. Как указывает Friis (1989), этот признак не всегда коррелирует с наличием в плодах мясистого околоцветника. R. W. Spjut (1994) выделяет у представителей трибы 4 типа плода: acrosarcum, diclesium, achenosum и glandosum; к двум последним он относит плотные соплодия, представляющие собой морфофункциональное целое (compound fruits); плоды некоторых видов рода *Pouzolzia* в крылатом околоцветнике следует, на наш взгляд, классифицировать как тип «pseudosamara». Отмеченные у *Neodistemon indicum* «двойные» плоды, возникшие в результате срастания 2 цветков (Weddell, 1856—1857), представляют собой, вероятно, диаспору особого типа — соплодие, окруженное обверткой из сросшихся бракtей.

Плоды, как было показано A. R. Bechtel (1921) на примере *Boehmeria cylindrica*, развиваются из псевдомономерного гинецея (заключенного у большинства родов в трубку околоцветника), в котором один из двух плодолистиков сильно редуцирован и не имеет проводящего пучка. Плоды, как голые, так и имеющие дополнительный покров, 0.3—3.5 мм дл., с сохраняющимся или опадающим рыльцем, разнообразных очертаний (табл. I, *1—15*), в основном яйцевидной и эллиптической формы, с 1—2 (4) ребрами, редко бóльшим числом ребер вдоль проводящих пучков околоцветника, иногда с окаймлением или широкими вздутыми или плоскими крыльями. Плоды слегка латерально уплощенные, нередко асимметричные, обычно с проводящим пучком в наиболее выступающем ребре перикарпия; в сечении эллиптические или овальные, редко 3- или 4-угольные, в основном разных оттенков коричневого цвета.

Поверхность плодов чаще ровная, у *Pouzolzia*, *Pipturus* и *Neodistemon*, в частности, гладкая и блестящая (табл. I, *6б*, *9*). Реже она бугорчатая или сглаженно-бугорчатая (табл. I, *3*, *10—13*), крупно-продольно-складчатая (некоторые виды р. *Neraudia*, рис. 6, *1*), а у *Boehmeria platyphylla* после отделения пленчатого околоцветника — глубоко-ячеистая. Редким случаем является выраженная у *Phenax sonnerattii* точечно-бугорчатая ультраскульптура поверхности (табл. I, *11*), возникшая благодаря выпуклой наружной тангенциальной стенке (далее — НТС) клеток экзокарпия. Сухой околоцветник при плодах обычно более или менее сильно опушен прижатыми простыми волосками (табл. I, *1—3*, *5—8*, *12*), разнообразными по форме (острые или тупые, прямые или изогнутые), величине — толщине и длине, и цвету (белые, рыжеватые, бесцветные, блестящие). Редко (например, у *Pouzolzia*) встречаются очень мелкие деформированные железистые трихомы. На поверхности голых плодов у видов родов *Gibbsia*, *Leucosyce*, *Maoutia*, *Myriocarpa* и *Phenax* также развиваются короткие острые волоски, часто изогнутые и с расширенным основанием (табл. I, *10*, *14*).

Полиморфизм плодов в пределах одной особи изучен у видов родов *Boehmeria*, *Chamabainia*, *Neodistemon* и *Pouzolzia*. Лишь у *Boehmeria* он обусловлен различиями в структуре перикарпия (в степени развития его ребер), в других родах он связан с изменениями в структуре дополнительного покрова плода, а у *Neodistemon*, кроме того, с разной морфологической природой диаспор. Нами выяснено, что значительное внутривидовое варьирование морфологического строения плода у некоторых видов родов *Boehmeria* и *Pouzolzia*, в частности *B. ramiflora* (табл. I, *1*, *2*), *B. pavonii*, *P. hirta* (табл. I, *4*, *5*), *P. zeylanica* и др. обусловлено теми же причинами, однако в некоторых случаях различия между плодами из разных популяций более глубокие. У *P. hirta* они затрагивают структуру не только дополнительного покрова плода, но и перикарпия, у *B. ramiflora* не только строение ребер перикарпия, но и число его слоев и наличие слизи.

Перикарпий

Анатомическое строение перикарпия в трибе разнообразно (рис. 1—7). Он 25—300 мкм толщ., 3—25-слойный, в основном с ровными, редко волнистыми в сечении наружной и внутренней границами (например, у *Archiboehmeria*), одинаковой

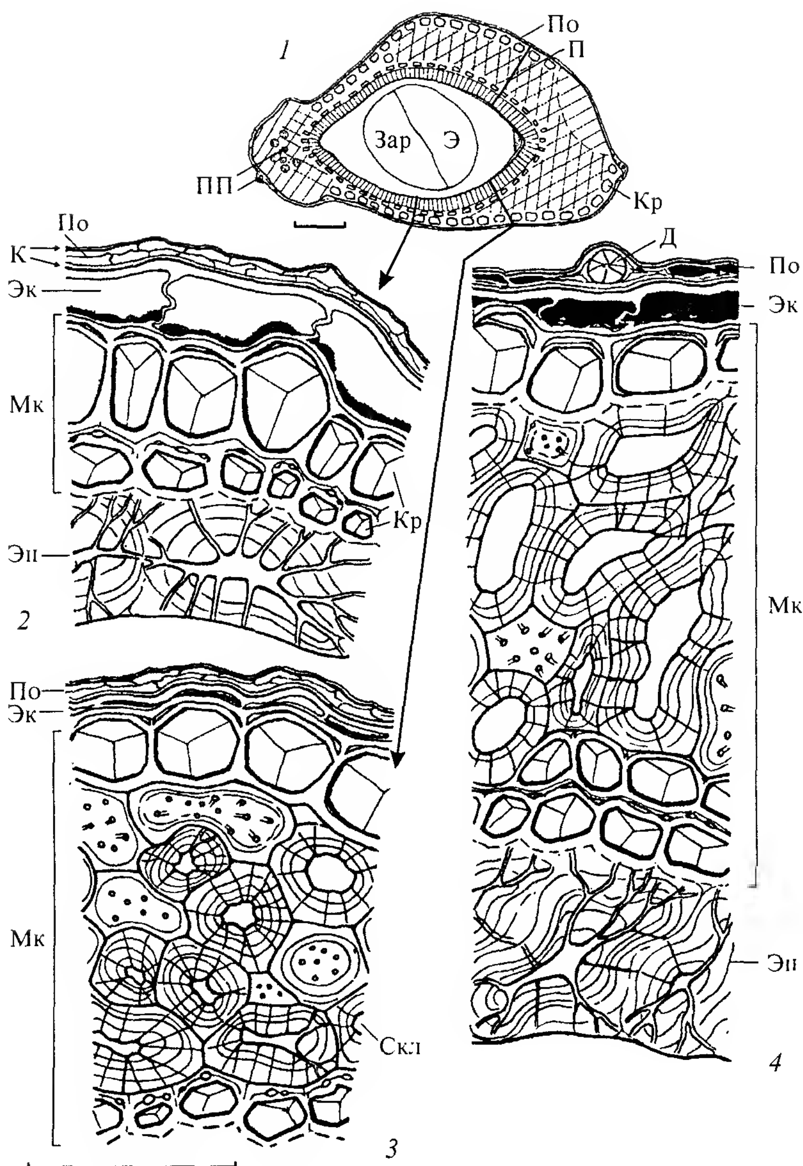


Рис. 1. Строение перикарпия в роде *Cypholophus* на поперечном срезе.

1 — *C. macrocephalus*, схема поперечного среза; *2*–*4* — фрагменты перикарпия: *2*, *3* — *C. mollucanus*, на разных участках одного плода, *4* — *C. rufescens*. Д — друза, Зар — зародыш, К — кутикула, Кр — кристаллы, Мк — мезокарпий, П — перикарпий, По — дополнительный покров плода из околоцветника, ПП — проводящий пучок, Скл — склереиды мезокарпия, Э — эндосперм, Эк — экзокарпий, Эп — эндокарпий. Стрелками показано положение изображенных фрагментов перикарпия *C. mollucanus* на схеме сходного по строению плода *C. macrocephalus*. Масштабная линейка: *1* — 0.1 мм, *2*–*4* — 0.05 мм.

толщины по периметру плода или толще в ребрах либо в середине латеральных сторон за счет большей высоты клеток, обычно наружного или внутреннего слоев. Перикарпий дифференцирован на экзо-, мезо- и эндокарпий, в некоторых родах легко расслаивается по кристаллоносному слою мезокарпия на 2 части: внутреннюю склеренхимную, состоящую из лигнифицированных эндокарпия и фрагментов клеток вышележащего слоя с минеральным содержимым, и наружную, часто паренхимную. Таким образом, внешним покровом диаспоры часто становится «косточка», покрытая

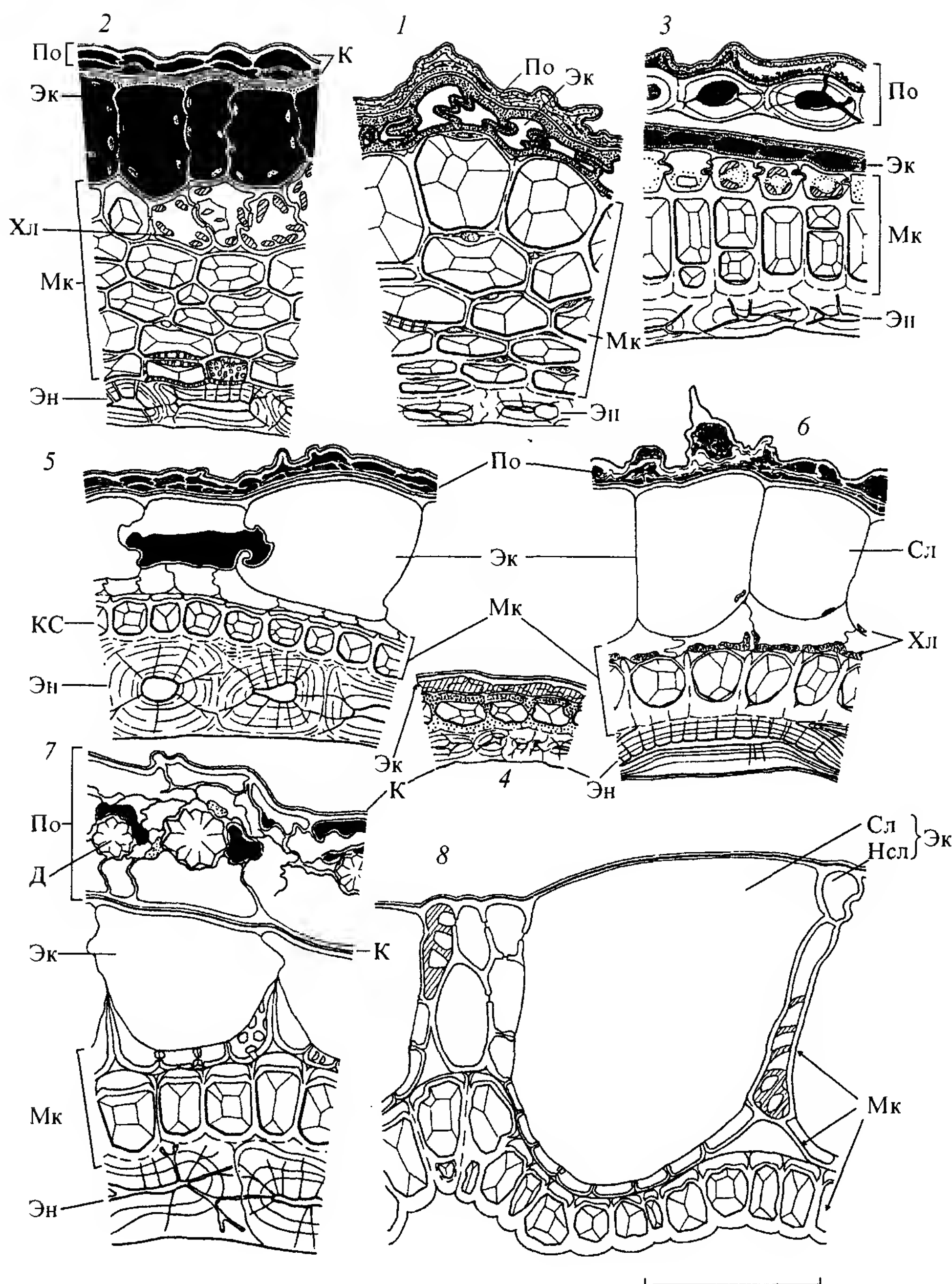


Рис. 2. Строение стенки плода в роде *Boehmeria* на поперечном срезе.

1 — B. ramiflora; *2 — B. repens*; *3 — B. bullata* subsp. *coriaceae*; *4 — B. celtidifolia*; *5 — B. cylindrica*; *6 — B. japonica*; *7, 8 — B. platyphylla*. КС — кристаллоносный слой, Нсл — неслизевая клетка экзокарпия, Сл — слизевая клетка, Хл — хлоропласты. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1; черным показаны таннины в полости клеток, точками — в клеточных оболочках. Масштабная линейка: 0.05 мм.

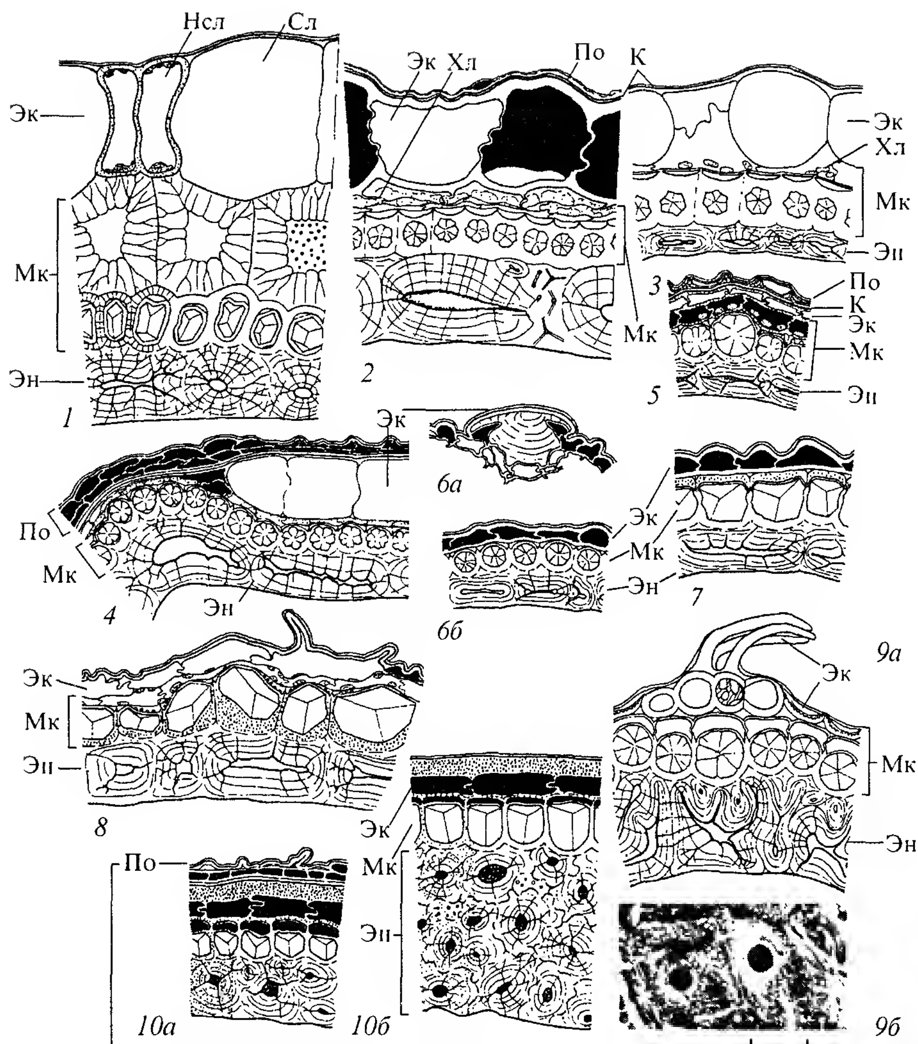


Рис. 3. Строение перикарпия в родах *Archiboehmeria*, *Astrothalamus*, *Chamabainia*, *Debregeasia*, *Myriocarpa*, *Phenax*, *Sarcochlamys* и *Touchardia* на поперечном срезе.

1 — *Debregeasia wallichiana* subsp. *zeylanica*; *2* — *D. velutina*; *3* — *Sarcochlamys pulcherrima*; *4* — *Archiboehmeria atrata*; *5* — *Astrothalamus reticulatus*; *6а, б* — *Phenax ballotaefolius* (*а* — выступ экзокарпия, *б* — фрагмент перикарпия); *7* — *P. sonnerattii*; *8* — *Myriocarpa longipes*; *9а, б* — *Touchardia latifolia* (*а* — фрагмент перикарпия, *б* — клетки наружного слоя мезокарпия в плане (СЭМ, НТС удалена); *10а, б* — *Chamabainia cuspidata* (*а, б* — разные образцы). Обозначения те же, что и на рис. 1, 2. Масштабная линейка: *9б* — 0.01 мм, *1* — *9а*, *10* — 0.05 мм.

минерализованным клеточным слоем. Ребра плода образованы в основном разросшимся склерифицированным мезокарпием, а иногда также эндокарпием. Формирование бугорков перикарпия происходит различными путями — складкообразованием эндокарпия и/или за счет разной высоты образующих его склереид (*Archiboehmeria*, рис. 3, *4*, *Maoutia*), выступающими крупными кристаллами в клетках наружного (или единственного) кристаллоносного слоя мезокарпия (*Boehmeria ramiflora*, рис. 2, *1*, *Myriocarpa*, рис. 3, *8*), или также двумя кристаллами, расположенными один над другим (*Boehmeria sieboldiana*, *B. formosana*). Иногда причина бугорков — выступающие неслизевые клетки экзокарпия (*Debregeasia wallichiana*, рис. 3, *1*) либо клетки с утолщенной оболочкой в экзокарпии и мезокарпии (*Touchardia*, рис. 3, *9а*). Бугорки могут формироваться также при участии клеток всех слоев перикарпия (*Boehmeria*

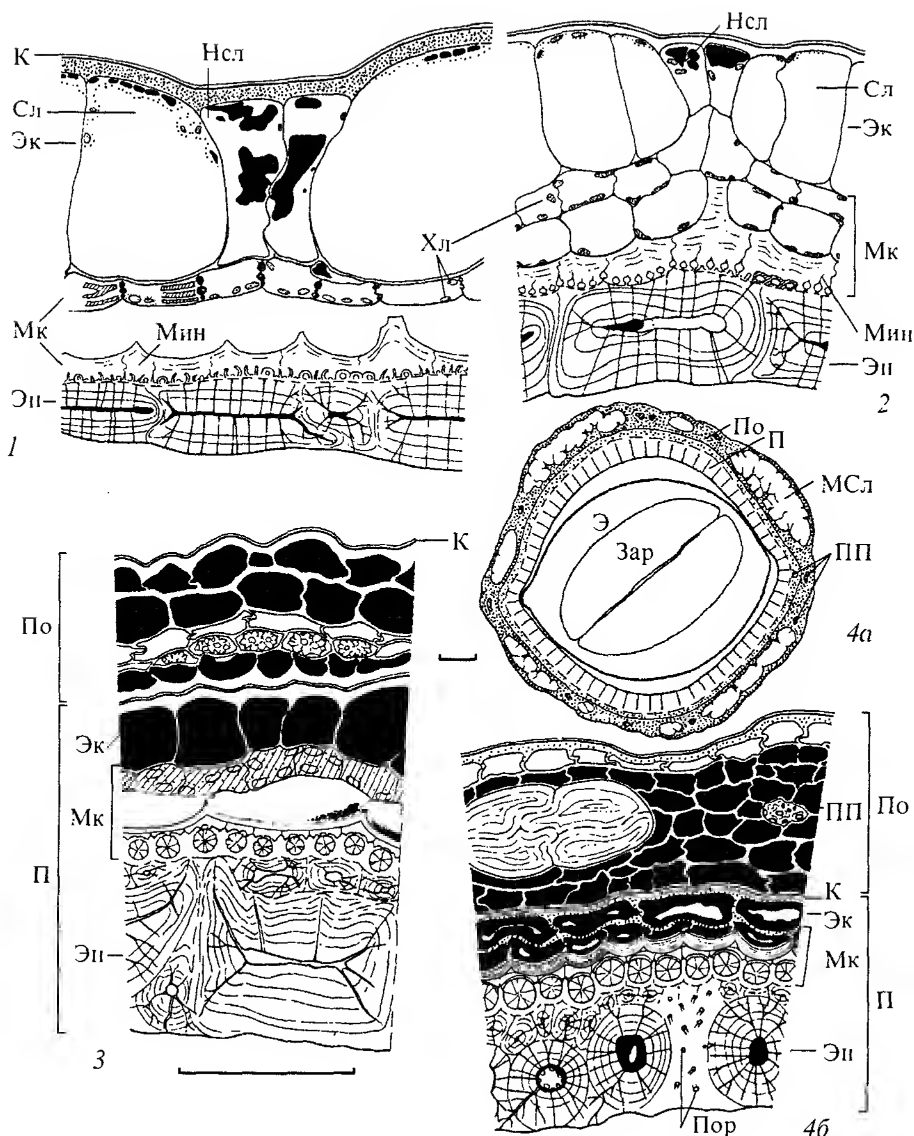


Рис. 4. Строение стенки плода в родах *Leucosyce*, *Maoutia*, *Nothocnide* и *Oreocnide* на поперечном срезе.

1 — *Maoutia puya* (перикарпий расслоился, неутолщенная НТС клеток минерализованного слоя неразличима); *2* — *Leucosyce candidissima*; *3* — *Oreocnide integrifolia*; *4а, б* — *Nothocnide molissima* (*а* — схема поперечного среза, *б* — фрагмент перикарпия). Мин — аморфное минеральное содержимое, МСл — минерализованная слизь, Пор — поры. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1, 2. Масштабная линейка: *4а* — 0.1 мм, *1—3, 4б* — 0.05 мм.

nivea, *Leucosyce*, рис. 4, *2*). У некоторых видов рода *Phenax* они образованы крупной выступающей клеткой экзокарпия с твердым аморфным бесцветным содержимым (рис. 3, *6а*), у *P. sonnerattii* окруженной радиально удлиненными таниновыми клетками экзокарпия.

Экзокарпий 1-слойный, редко 1—2-слойный, отделен от околоцветника тонкой кутикулой. Можно выделить 2 основных его типа: 1) состоящий из более или менее тонкостенных клеток; 2) состоящий из склеренхимных клеток с утолщенными стенками. Клетки экзокарпия 1-го типа могут содержать слизь, танины, хлоропласты, или они лишены содержимого и сжимаются в бесструктурную пленку (рис. 1, 2, 3,

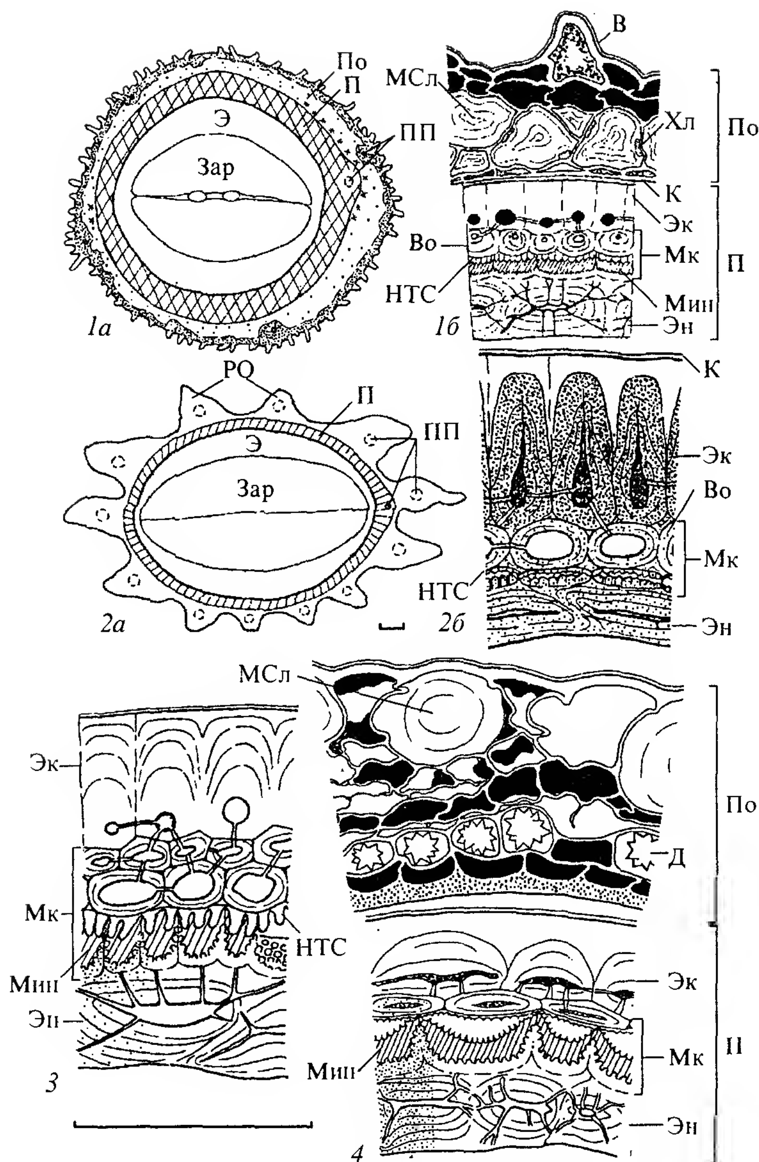


Рис. 5. Строение стенки плода в родах *Pipturus* и *Pouzolzia* на поперечном срезе.

1а, б — *Pipturus kauaiensis* (*а, б* — схема и фрагмент поперечного среза плода); *2а, б* — *Pouzolzia zeylanica* (*а* — схема поперечного среза плода, *б* — фрагмент перикарпия); *3* — *P. rubricaulis*; *4* — *P. sanguinea* subsp. *sanguinea* var. *cinerascens*. В — волосок, Во — волокновидные клетки мезокарпия, НТС — наружная тангенциальная стенка клеток внутреннего слоя мезокарпия, РО — ребра околоцветника. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1, 2 и 4. Масштабная линейка: *1а, 2а* — 0.1 мм, *1б, 2б, 3, 4* — 0.05 мм.

1—9, 4); слизевые клетки иногда чередуются с плотными клетками, заполненными твердым содержимым (танинами).

Экзокарпий 2-го типа — твердый, сложен клетками с сильно утолщенными оболочками, состоящими в основном из кремнезема (рис. 5, *1б, 2б, 3, 4*), импрегнированными иногда танинами или лигнином, либо клетками, имеющими только сильно утолщенную НТС (возможно, также содержащую кремнезем) и плотное танинопосное содержимое (*Chamabainia*, рис. 3, *10а, б*; *Phenax laevigata*). У *Neraudia* (рис. 6, *3*)

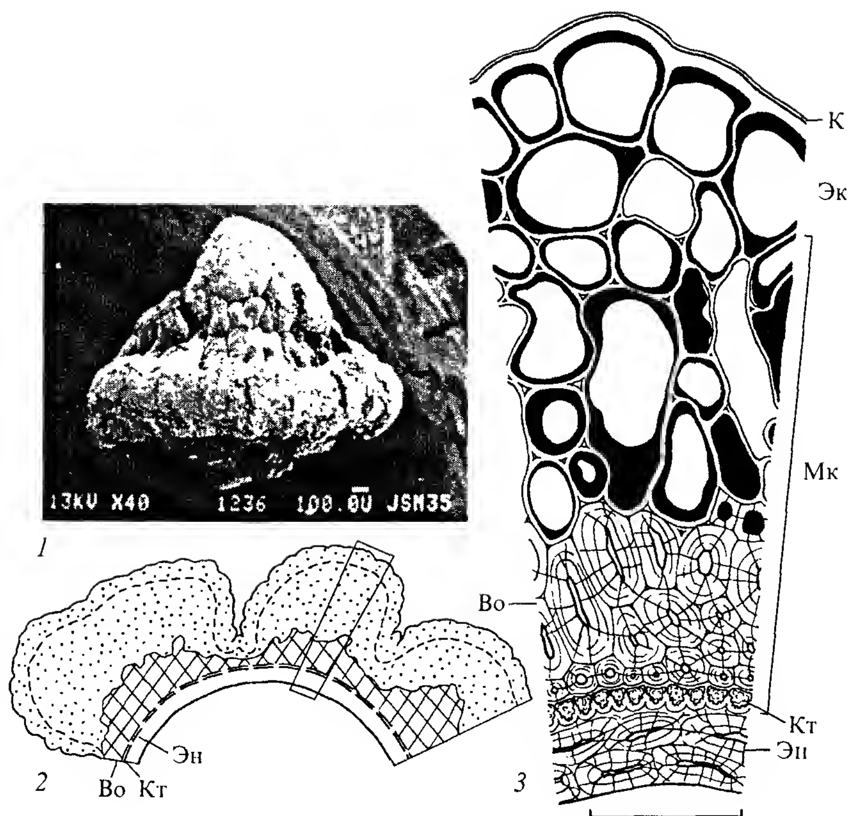


Рис. 6. Внешний вид плода, лишенного околоцветника, и строение перикарпия *Neraudia sericeae* на поперечном срезе.

1 — внешний вид плода, 2 — схема поперечного среза плода, 3 — фрагмент перикарпия. КТ — кремниевые тельца. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1, 5. Масштабная линейка: 1 — 0.1 мм, 2 — 0.05 мм.

лишь толстая НТС клеток экзокарпия импрегнирована кремнеземом, другие стенки лигнифицированы.

Разнообразный по строению слизесодержащий экзокарпий обнаружен у представителей родов *Archiboehmeria*, *Astrothalamus*, *Boehmeria*, *Debregeasia*, *Gibbsia*, *Leucosyce*, *Maoutia* и *Sarcochlamys* (в родах *Boehmeria* и *Debregeasia* не у всех исследованных видов). Слизевые клетки расположены сплошным слоем лишь у большинства видов рода *Boehmeria* Старого Света, как правило же они чередуются с неслизевыми эпидермальными клетками, обычно содержащими танины и встречающимися одиночно или группами. При этом количественно слизевые клетки преобладают или слегка уступают клеткам другого типа. Соотношение числа таниновых и слизевых клеток (как и общее содержание танинов в тканях перикарпия) может варьировать в пределах вида, например, у разных образцов *Maoutia puya*. Редко слизевые клетки единичные, как у *Boehmeria radiata*, где они локализованы в ребрах плода. Обычно они располагаются по всей поверхности плода, иногда между бугорками перикарпия (*Boehmeria nivea*, *Archiboehmeria*, рис. 3, *4*, виды рода *Leucosyce*), у *Boehmeria platyphylla* в ячеях, стенки которых образованы клетками мезокарпия разной высоты и клетками экзокарпия с утолщенной лигнифицированной оболочкой (рис. 2, *7*, *8*), однако у *Boehmeria cylindrica* встречаются только на латеральных сторонах плода.

Слизевые клетки, содержащие слизь и небольшое количество хлоропластов в полости, имеют слабо или значительно утолщенную НТС, у *Maoutia* (рис. 4, *1*),

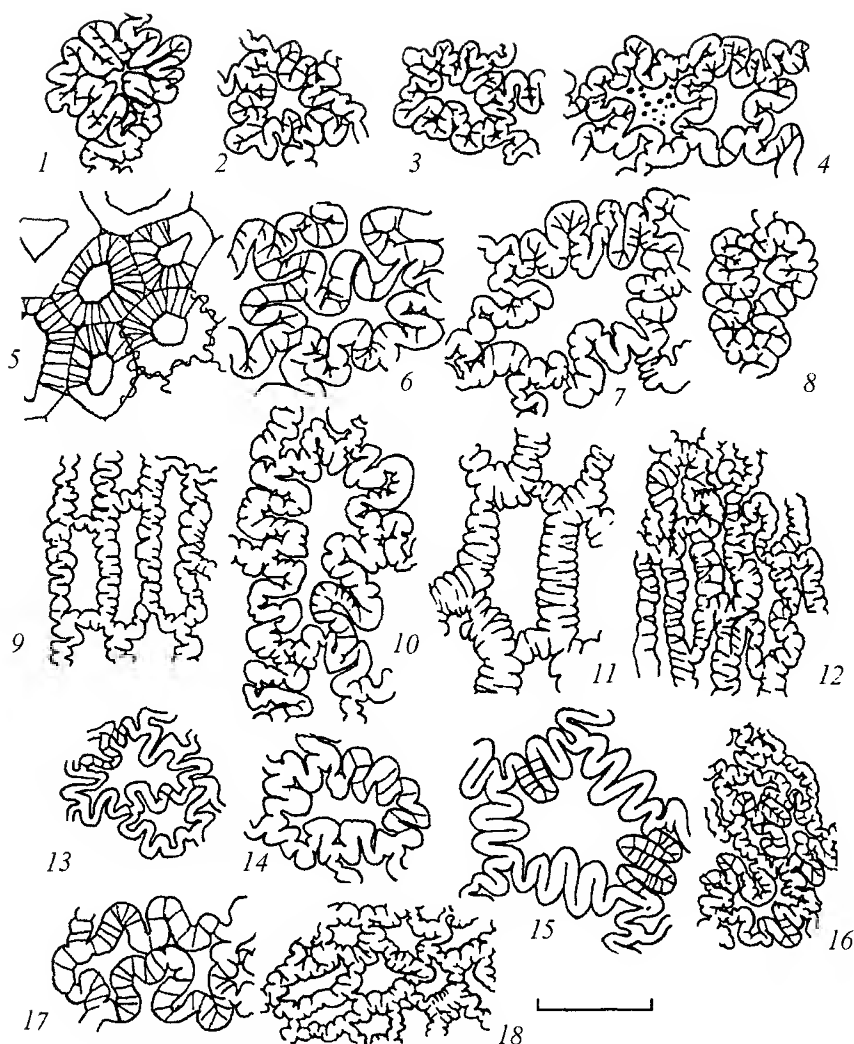


Рис. 7. Форма склереид эндокарпия в плане у представителей трибы *Boehmerieae*.

1 — *Boehmeria pavonii*; *2* — *B. celtidifolia*; *3* — *B. nivea*; *4* — *B. radiata*; *5* — *B. ulmifolia*; *6* — *B. cylindrica*; *7* — *B. biloba*; *8* — *Archiboehmeria atrata*; *9* — *Pouzolzia pentandra* subsp. *wightii*; *10* — *P. sanguinea* subsp. *sanguinea* var. *sanguinea*; *11* — *P. occidentalis* var. *occidentalis*; *12* — *Pipturus argenteus*; *13* — *Sarcochlamys pulcherrima*; *14* — *Debregeasia velutina*; *15* — *Maoutia puya*; *16* — *Phenax ballotaefolia*; *17* — *Touchardia latifolia*; *18* — *Chamabainia cuspidata*. Масштабная линейка: *1*—*18* — 0.05 мм.

по-видимому, импрегнированную кремнеземом. Они достигают высоты 15—130 мкм после набухания слизи, которое происходит без разрушения клеточной структуры экзокарпия. У *Phenax sonnerattii* экзокарпий также, по-видимому, слизесодержащий, но слизь содержится не в полости клеток, а в выпуклой, сильно разбухающей в воде НТС.

Неслизевые клетки экзокарпия могут иметь неравномерно утолщенную оболочку и содержать лишь небольшое количество танинов (*Debregeasia wallichiana*, рис. 3, *1*), либо танины в них обильны (*Debregeasia velutina*, рис. 3, *2*). У *Boehmeria platyphylla* (рис. 2, *7*, *8*) клетки этого типа — мелкие, с утолщенной и лигнифицированной оболочкой.

В некоторых родах экзокарпий очень слабо отличается от наружного слоя мезокарпия. Два этих слоя формируют экзо-мезокарпий — слизесодержащий (*Gibbsia*) и танинсодержащий (*Nothocnide melastomatifolia*, *N. discolor*).

Мезокарпий 2—3(9)-слойный, редко (у *Neraudia*) из большего числа слоев (до 18). У видов рода *Cypholophus* (рис. 1, *1—4*) и немногих из изученных видов рода *Boehmeria* (*B. pavonii*, *B. radiata*, *B. ramiflora*, рис. 2, *1*) он образован лишь 2—7 кристаллоносными слоями, у *Cypholophus* разделенными на некоторых участках плода склеренхимой (рис. 1, *3*, *4*). У всех других изученных представителей трибы мезокарпий дифференцирован на 2 зоны — наружную, паренхимную или склеренхимную, и внутреннюю, обычно 1-слойную, содержащую разного рода минеральные включения. Наружная зона мезокарпия может быть от разнообразно дифференцированной, представленной тонкостенной или одревесневшей паренхимой, либо склеренхимой, до практически полностью облитерированной (некоторые виды рода *Boehmeria*, рис. 2, *3*, *4*; рода *Phenax*, рис. 3, *6*, *7*; *Chamabainia cuspidata*, рис. 3, *10а*, *б*). Часто она образована 1—3 слоями сжатых тонкостенных клеток, содержащих большее или меньшее количество хлоропластов и/или танинов (рис. 2, *5*, *6*; 3, *2—5*, *8*; 4, *1—3*). В других случаях оболочка клеток утолщена, иногда частично (*Touchardia*, рис. 3, *9а*; *Maoutia*, рис. 4, *1*) и лигнифицирована (*Boehmeria platyphylla*, рис. 2, *7*, *8*; *B. repens*, рис. 2, *2*; у *Leucosyce candidissima* вблизи ребер плода), утолщения пористые или сетчатые. Крупные радиально удлиненные клетки одревесневшей паренхимы у *B. repens* образуют дополнительные ребра на латеральных сторонах плода, а у *B. platyphylla* — стенки ячей. Наружный слой мезокарпия *Touchardia* (рис. 3, *9а*, *б*) в бугорках перикарпия представлен клетками с утолщенной оболочкой, между бугорками — сильно сжатыми клетками с утолщенной бугорчатой внутренней тангенциальной стенкой (ВТС), имеющей крупную центральную пору (рис. 3, *9б*).

Наружный слой(и) мезокарпия у *Debregeasia wallichiana* (рис. 3, *1*) образован склереидами, у видов родов *Neodistemon*, *Pipturus* (рис. 5, *1б*) и *Pouzolzia* (рис. 5, *2б*, *3*, *4*) — волокновидными клетками, в оболочке которых ее внутренние слои более или менее сильно импрегнированы кремнеземом. У некоторых видов рода *Nothocnide* (*N. molissima*, рис. 4, *4б*) окремневшей является лишь утолщенная ВТС клеток этого слоя.

Наружная зона мезокарпия у *Neraudia*, *Oreocnide*, *Gibbsia*, а также вблизи ребер плода у *Leucosyce candidissima* и *Maoutia diversifolia* гистологически неоднородна. У *Neraudia* (рис. 6, *2*, *3*) она многослойная, внешняя «пигментная» часть (4—5 слоев) образована крупными клетками с утолщенными и слабо лигнифицированными оболочками, содержащими танины постенно; подлежащие 3—5 склеренхимных слоев состоят из волокновидных клеток. У *Oreocnide* (рис. 4, *3*) под хлоренхимой находится средний слой крупных пустых клеток с утолщенной и импрегнированной кремнеземом ВТС, вогнутой в кристаллоносный слой.

Внутренняя зона мезокарпия представлена обычно единственным, реже двумя слоями минерализованных клеток. Лишь у *Boehmeria repens* (рис. 2, *2*) кристаллоносных слоев 3—5. Структура зоны, как и химический состав минерального содержимого, разнообразны (табл. II—IV). Во многих родах этот слой(слои) кристаллоносный, клетки содержат либо кристалл(ы) (табл. II, *1—5*), от одного до 2—4 (некоторые бемерии, рис. 2, *3*), либо друзу оксалата кальция (табл. II, *7—15*), редко тельца, напоминающие кремниевые (*Neraudia*, табл. II, *16*, *17*). Помимо этого в верхней части клеток может накапливаться аморфный кремнезем. В большинстве родов отмечены либо только кристаллы, либо друзы оксалата кальция, однако в пределах родов *Debregeasia* и *Phenax* встречаются обе формы кристаллических образований. Кристаллы призматические, от уплощенных до сильно радиально удлиненных, 10—30 мкм высотой и в диаметре, наиболее крупные — в наружном слое мезокарпия у *Cypholophus*. Диаметр друз колеблется от 5—8 (*Sarcochlamys*) до 10—18 мкм (*Touchardia*).

Мы выделяем 4 типа строения кристаллоносных клеток мезокарпия: 1) почти целиком заполненная кристаллом, имеющим сравнительно тонкую (?слабо лигнифицированную) оболочку со слегка (табл. II, *1*) или очень (табл. II, *2*, *3*) неровной поверхностью, неплотно прилегающую к утолщенной и лигнифицированной клеточной оболочке. Верхняя часть клетки, не содержащая кристалла, со слабо утолщенной НТС, имеет вид небольшой округлой полости («кармана») над кристаллом, который

вогнут в этом месте (некоторые виды рода *Boehmeria*, рис. 2, *1*, *2* и *Cypholophus*, рис. 1, *2—4*); 2) почти целиком заполненная кристаллом, имеющим толстую лигнифицированную оболочку, примыкающую к равномерно утолщенной лигнифицированной и сильно пористой клеточной оболочке (*Debregeasia wallichiana*, рис. 3, *1*); 3) клетки сложного строения (Кравцова, Яковлева, 1997) — 2-камерные с кристаллом или друзой в нижней части. Верхняя часть оболочки кристалла, иногда толстая и лигнифицированная, отделяет внутреннюю толстостенную часть клетки с кристаллом (подобную «лигнифицированной капсуле») от наружной, чаще тонкостенной и сильно сжатой, у *Debregeasia velutina* (рис. 3, *2*) и *Sarcochlamys* (рис. 3, *3*) чашевидной. Внутренняя тангенциальная и радиальные стенки этих клеток утолщены и, как правило, лигнифицированы, иногда импрегнированы танинами (например, у *Myriocarpa*, рис. 3, *8*). В верхней части клеток иногда различимы бесцветные округлые тельца, по-видимому, из кремнезема (табл. II, *5*) или темное твердое содержимое (*Chamabainia*, рис. 3, *10а*, *б*; виды рода *Phenax*, рис. 3, *6*, *7*). Для родов *Myriocarpa* и *Astrothalamus* характерно присутствие на перегородке и внутренней поверхности клеточных стенок более или менее крупных папиллообразных выступов (табл. II, *6—8*); 4) клетки 2-камерные, их верхняя часть заполнена прозрачным аморфным содержимым, очевидно, кремнеземом (табл. II, *9, 15*, показан стрелками) и отделена толстой перегородкой от нижней, содержащей друзы оксалата кальция. ВТС клеток прилегающего снаружи слоя (табл. II, *12*, *15*, показана двойной стрелкой) утолщена и также минерализована, в основном из кремнезема — *Nothocnide molissima* (рис. 4, *4б*), виды рода *Oreocnide* (рис. 4, *3*). Скульптура поверхности перегородок и клеточных стенок кристаллоносных клеток в роде *Oreocnide* обнаруживает видовые особенности: она с папиллообразными выступами у *O. frutescens* (табл. II, *10*, *11*) и *O. rufescens* или с углублениями у *O. integrifolia* (табл. II, *13*, *14*).

У представителей 6 родов трибы, перечисленных далее, клетки внутреннего слоя мезокарпия заполнены твердым аморфным прозрачным содержимым, структурированным в верхней части (табл. III, *1—12*; IV, *1—12*). Оно растворимо в плавиковой кислоте и, частично, в концентрированной соляной и, очевидно, в основном состоит из кремнезема. У *Gibbsia*, *Leucosyce* и *Maoutia* содержимое выступает в центре клетки у неутолщенной НТС в виде более или менее крупного граненого столбика (рис. 4, *1*, *2*; табл. III, *1*, *2*, *5*, *6*), у *Neodistemon*, *Pipturus* и *Pouzolzia* заканчивается апикальными зубцами (рис. 5, *1б*, *2б*, *4*; табл. III, *7*, *8*, *10*, *11*; IV, *4*), входящими в поры на НТС (табл. III, *6*). Лишь у *Pouzolzia rubricaulis* твердое содержимое сотовидное, а внутренняя поверхность НТС усеяна частыми сосочковидными выступами (рис. 5, *3*). Форма и величина клеток этого слоя, скульптура внутренней поверхности ВТС (табл. III, *3*, *4*, *8*, *11*; IV, *6—12*), величина, частота расположения и форма апикальных выступов содержимого и соответствующих им пор на НТС (табл. III, *9*, *12*; IV, *1—3*) разнообразны и являются диагностическими признаками для родов, а в роде *Pouzolzia* — для секций, групп близких видов и отдельных видов. Роды *Leucosyce* и *Maoutia* различаются по скульптуре внутренней поверхности ВТС: у 1-го рода она сетчатая (табл. III, *3*), у 2-го — в виде петлевидных тяжей (табл. III, *4*). Монотипный род *Neodistemon* (табл. III, *7—9*) по структуре этого слоя сходен с родом *Pouzolzia*. Однако, в отличие от последнего, слабо лопастным узким, удлиненным вдоль плода клеткам соответствует мелкозернистая скульптура внутренней поверхности ВТС (табл. III, *8*), а не сетчатая.

Для всех изученных видов рода *Pipturus* и *Pouzolzia conglobata* характерны полигональные клетки внутреннего слоя мезокарпия, узкие длинные зубцы минерального содержимого, расположенные более или менее часто, и узкие поры на НТС (табл. III, *10—12*; IV, *2*).

В роде *Pouzolzia* НТС клеток имеют 3 типа пор: округлые, узкие длинные и узкие изогнутые (табл. IV, *1—3*), а ВТС клеток — 3 основных типа скульптуры внутренней поверхности с вариантами: 1) сетчатую (ямчато-сетчатую, табл. IV, *5*; лабиринтовидно-сетчатую, табл. IV, *6*); 2) бугорчатую (табл. IV, *8*); 3) зернистую (крупнозернистую, переходящую в бугорчатую, мелкозернистую, коралловидно-зернистую, табл. IV,

9). Названные типы поверхности могут сочетаться как в пределах одной клетки (например, сетчатая с зернистостью, табл. IV, *10*), так и в соседних клетках (табл. IV, *11*, *12*). В типовой секции рода клетки внутреннего слоя мезокарпия разнообразны по форме — от лопастных с разной степенью извилистости стенок до полигональных, в основном не ориентированы вдоль плода, редко — узкие, вытянутые вдоль плода, с более или менее прямыми радиальными стенками. Скульптура внутренней поверхности ВТС этих клеток разнообразна, как описано выше. Клетки последнего типа имеют зернистую скульптуру. В секц. *Memorialis* форма клеток и скульптура внутренней поверхности их ВТС однообразны: узкие, вытянутые вдоль плода клетки всегда имеют (в отличие от типовой секции) ямчато-сетчатую скульптуру ВТС.

Эндокарпий 5—65 мкм толщ., бесцветный или коричневатый, образован 1, редко 2—3 слоями склереид (*Chamabainia*, рис. 3, *10а*, *б*; *Neraudia*, рис. 6, *3*). 2—3 слоя можно видеть также у некоторых видов родов *Boehmeria* и *Pouzolzia* в середине латеральных сторон плода. Склереиды более или менее крупные, с толстой пористой оболочкой, иногда импрегнированной танинами, нередко содержат танины также в клеточной полости. В плане (рис. 7, *1—18*) они лопастные или иной формы, имеют более или менее сильно извилистые радиальные стенки и различной величины и формы полость; складки стенок порой сильно сближены и почти неразличимы (*Chamabainia*, рис. 7, *18*, многие виды рода *Pouzolzia*, рис. 7, *9*, *11*). В пределах родов *Boehmeria* и *Pouzolzia* очертания склереид разнообразны, выражены многочисленные переходы от нелопастных к лопастным по форме клеткам. В большинстве родов склереиды изодиаметрические или слегка удлинены, но не ориентированы в одном направлении, в родах *Neodistemon*, *Phenax*, *Pipturus* (часть видов) и *Pouzolzia* они почти всегда более или менее узкие, вытянутые вдоль плода (рис. 7, *9—11*). Склереиды варьируют от сильно уплощенных с щелевидной полостью и небольшим числом неветвящихся поровых каналов до радиально удлиненных с многочисленными ветвящимися поровыми каналами. Высокие крупные склереиды характерны для родов *Debregeasia* (рис. 3, *1*, *2*), *Nothocnide* (рис. 4, *5*) и *Oreocnide* (рис. 4, *3*), как и для некоторых видов других родов (например, *Boehmeria ulmifolia*; *Cypholophus rufescens*, рис. 1, *4*; *Pipturus argenteus*). Высота склереид может значительно меняться в пределах одного плода, например, у *Archiboehmeria* (рис. 3, *4*) она почти в 2 раза больше в бугорках, а у *Boehmeria cylindrica* (рис. 2, *5*) — в середине боковых сторон плода. В верхней части склереид иногда имеется сеть ячей, образовавшихся в результате внутренних выростов НТС, как у видов рода *Nothocnide*. У *N. molissima* в полость клетки вдаются выросты оболочки, что, возможно, связано с наличием в ней кремнезема. У *Touchardia latifolia* (рис. 3, *9а*) полость склереид в верхней части имеет многочисленные ответвления.

Дополнительный покров плода

Анатомическое строение дополнительного покрова плода, образованного околоцветником, разнообразно, изучено нами менее подробно, чем строение перикарпия. В нем можно различить до 60 слоев клеток (особенно много — в ребрах у некоторых видов рода *Pouzolzia*). Толщина покрова колеблется от 2 до 600 мкм (максимальна у *Pouzolzia*). В родах *Archiboehmeria* (рис. 3, *4*), *Astrothalamus* (рис. 3, *5*), *Boehmeria* (рис. 2, *1*, *2*, *5—7*) и *Chamabainia* (рис. 3, *10а*) сухой околоцветник при плодах сильно сжат и представлен коричневой или зеленоватой недифференцированной пленкой, на срезе часто с неразличимой клеточной структурой. Сжатые клетки содержат хлоропласты, танины, иногда — друзы оксалата кальция. Клетки наружной эпидермы, как и в других родах (рис. 5, *1б*), нередко развиваются в толстостенные волоски, обычно имеющие бугорчатую, импрегнированную кремнеземом оболочку. Лишь у некоторых видов *Boehmeria* внутренняя эпидерма околоцветника склерифицирована (рис. 2, *3*).

Мясистый покров плода в родах *Cypholophus*, *Debregeasia* и *Sarcochlamys* при гербаризации превращается в очень тонкую бесструктурную, как правило, не содержащую танинов пленку (рис. 1, *1—4*; 3, *2*) и нами не изучен. У *Touchardia*

бесструктурная пленка толще, из сильно сжатых тонкостенных клеток, содержащих хлоропласты, нередко друзы оксалата кальция, а в наружной эпидерме — цистолиты. Просторный покров плодов *Neraudia* — многослойный, из паренхимной ткани, содержащей танины и друзы оксалата кальция. Слой внутренней эпидермы выделяется в нем благодаря большому содержанию танинов и сильно утолщенным тангенциальным клеточным стенкам.

В других родах дополнительный покров может составлять значительную, иногда даже бóльшую часть стенки плода. Так, у *Oreocnide* (рис. 4, *3*) и *Nothocnide* (рис. 4, *4а*, *б*) он 4—7-слойный, танинсодержащий, у *Nothocnide* в средних слоях с участками, аналогичными слизевым полостям, образованными клетками с твердым бесцветным содержимым. Содержимое набухает и растворяется в воде и может представлять собой, по мнению О. В. Яковлевой (личное сообщение), минерализованную слизь, содержащую кремний. Набухание слизи происходит с разрушением наружных слоев покрова и выходом слизи наружу. Перикарпий в обоих родах имеет сходное строение. Благодаря присутствию хорошо развитого околоцветника, «сросшегося» со стенкой завязи уже в цветке, слизесодержащий экзокарпий не развивается.

В родах *Neodistemon*, *Pipturus* и *Pouzolzia* (рис. 5, *1а*, *б*, *2а*, *4*) хорошо развит и гистологически дифференцирован дополнительный покров плодов с твердым минерализованным перикарпием. Вдоль более или менее многочисленных проводящих пучков в нем часто формируются ребра, а в последнем роде также и крылья. Как показало наше исследование, проведенное совместно с I. Friis и C. M. Wilmot-Dear, его строение в роде *Pouzolzia* разнообразно и специфично для групп близких видов. Число его слоев и их структура значительно варьируют. У ряда видов (например, у *P. formicaria*, *P. scaberrima*) средние слои покрова мелкоклетные, из губчатой танинсодержащей ткани с небольшими межклетниками, у других (например, *P. sanguinea*, рис. 5, *4*) они образованы более или мене сжатой, иногда крупноклетной и рыхлой, паренхимой со слабо утолщенными клеточными оболочками. В ребрах или по всему околоцветнику некоторых видов (например, *P. zeylanica*, *P. triandra*) развивается рыхлая механическая ткань из разделенных более или менее крупными межклетниками склереид неправильной формы — лопастных или с ответвлениями. Наружная эпидерма у некоторых видов содержит слизь (рис. 5, *4*). Склеренхимная обкладка проводящих пучков хорошо развита или отсутствует. Крылья околоцветника образованы у одних видов аэренхимой, у других — анастомозирующими тяжами волокон. У *Pouzolzia conglobata* и видов *Pipturus* строение дополнительного покрова плода сходно по наличию в его срединных слоях клеток, заполненных, как и у *Nothocnide*, минерализованной слизью (рис. 5, *1б*). При попадании в воду у видов *Pipturus* содержимое этих клеток, а у *P. asper* также клеточных оболочек, набухает и с различной скоростью (в зависимости от вида) растворяется в воде, давая, судя по всему, клейкий раствор.

Обсуждение

Типы перикарпия и возможные направления эволюции плода бемериевых

На основании полученных данных в трибе *Boehmerieae* можно выделить 7 типов строения перикарпия. 1-й — относительно многослойный с пленчатым, иногда танинсодержащим или слизесодержащим экзокарпием и мезокарпием из нескольких кристаллоносных слоев, иногда (у *Cypholophus*) разделенных склеренхимой. Характерен для рода *Cypholophus* и 3 неотропических видов рода *Boehmeria* (*B. pavonii*, *B. radiata*, *B. ramiflora*). 2-й сходен с типом (1), но с палисадовидным танинсодержащим экзокарпием и мезокарпием, дифференцированным на наружную 1—2-слойную крупноклетную одревесневшую паренхиму и внутреннюю многослойную кристаллоносную зону. Радиально удлиненные клетки первой формируют дополнительные

ребра перикарпия на латеральных сторонах плода. Характерен для *Boehmeria repens.* 3-й — малослойный, часто 4-слойный тонкий, наружные слои в основном паренхимные, экзокарпий слизесодержащий (I вариант) или без слизи (II вариант), с танинами или без них, может быть плотным как за счет танинов, так и за счет толстых клеточных стенок (III вариант). Мезокарпий дифференцирован на наружную паренхимную зону (иногда склерифицированную) и единственный кристаллоносный слой. Характерен: I вариант для родов *Archiboehmeria*, *Astrothalamus*, *Sarcochlamys* и некоторых видов *Boehmeria*, *Debregeasia*; II вариант — для некоторых видов *Boehmeria*, *Debregeasia* (*D. saeneb*), *Nothocnide*, *Phenax*, родов *Myriocarpa*, *Touchardia*; III вариант — для рода *Chamabainia* и *Phenax laevigata*. 4-й — сходен с типом 3(I), однако внутренний слой мезокарпия содержит аморфный кремнезем. Характерен для родов *Gibbsia*, *Leucosyce*, *Maoutia*. 5-й — сходен с типом 3(II), однако мезокарпий с 2 различающимися по структуре минерализованными слоями: верхний с кремнеземом в утолщенной внутренней стенке клеток, нижний с друзами оксалата кальция и аморфным кремнеземом в разных частях клеточной полости. Характерен для рода *Oreocnide* и *Nothocnide molissima*. 6-й тип — варьирующий по числу слоев, полностью склерифицирован и сильно минерализован, экзо- и мезокарпий с толстыми, импрегнированными кремнеземом клеточными оболочками, наружный слой(и) мезокарпия состоит из волокновидных клеток, внутренний слой содержит аморфный кремнезем. Характерен для родов *Neodistemon*, *Pipturus*, *Pouzolzia* и *Hemistylis*, *Rousselia* (триба *Parietarieae*). 7-й тип — многослойный толстый, сравнительно крупноклетный, со сложной зональностью лигнифицированного мезокарпия, сходен с типом (6) по наличию кремнезема в оболочке клеток экзокарпия (в этом типе — только в НТС), присутствию волокновидных клеток в мезокарпии (однако лишь в средней зоне) и кремниевого содержимого в клетках его внутреннего слоя. Характерен для рода *Neraudia*.

При оценке строения перикарпия с эволюционной точки зрения примени́м, на наш взгляд, кодекс примитивности и продвинутости признаков семенной кожуры цветковых растений (Меликян, 1972, 1973), поскольку перикарпий крапивных функционально заменяет редуцированную семенную кожуру. Перикарпий 1-го типа можно, по-видимому, рассматривать как наиболее примитивный в трибе, давший начало всем другим типам путем редукции числа однотипных кристаллоносных слоев, трансформации кристаллоносных клеток в 2-камерные и накопления аморфного кремнезема в верхней части клетки, гистологической дифференциации мезокарпия, появления слизевых клеток в экзокарпии и клеток с утолщенной импрегнированной кремнеземом оболочкой — в экзокарпии и мезокарпии. Мы предполагаем несколько направлений трансформации исходного типа перикарпия для рода *Boehmeria* (рис. 8). Развитие слизесодержащего экзокарпия и неотделяющегося от него пленчатого околоцветника обусловило появление в этом роде костянковидного антокарпного плода особого типа. Костянковидные плоды в пределах трибы следует, очевидно, рассматривать как вторичные.

Продвинутая структура перикарпия разных типов соответствует различным направлениям специализации плодов. Так, плоды с типами перикарпия 3 и 5 часто являются эндозоохорными, костянковидными, собранными в плотные головчатые соплодия, цветоложе которых нередко мясистое. В родах с перикарпием 6-го типа развиваются гидро- и анемохорные диаспоры (*Pouzolzia*) и наиболее ярко выражена гетерокарпия.

В отличие от трибы *Urticeae* (Кравцова, 1997), в которой плезиоморфные черты обнаружены в наиболее крупных плодах некоторых видов *Dendrocnide*, у бемериевых примитивное строение перикарпия не связано с крупносемянностью. Примитивные плоды в родах *Boehmeria* и *Cypholophus* очень мелкие, с необычной асимметрией: ребра перикарпия значительно различаются по величине, единственный проводящий пучок проходит в меньшем ребре. Более крупное ребро, образованное разросшейся склеренхимой и/или одревесневшей паренхимой, часто имеет полость правильной формы и, по-видимому, представляет собой рудимент второго плодолистика. Возмож-

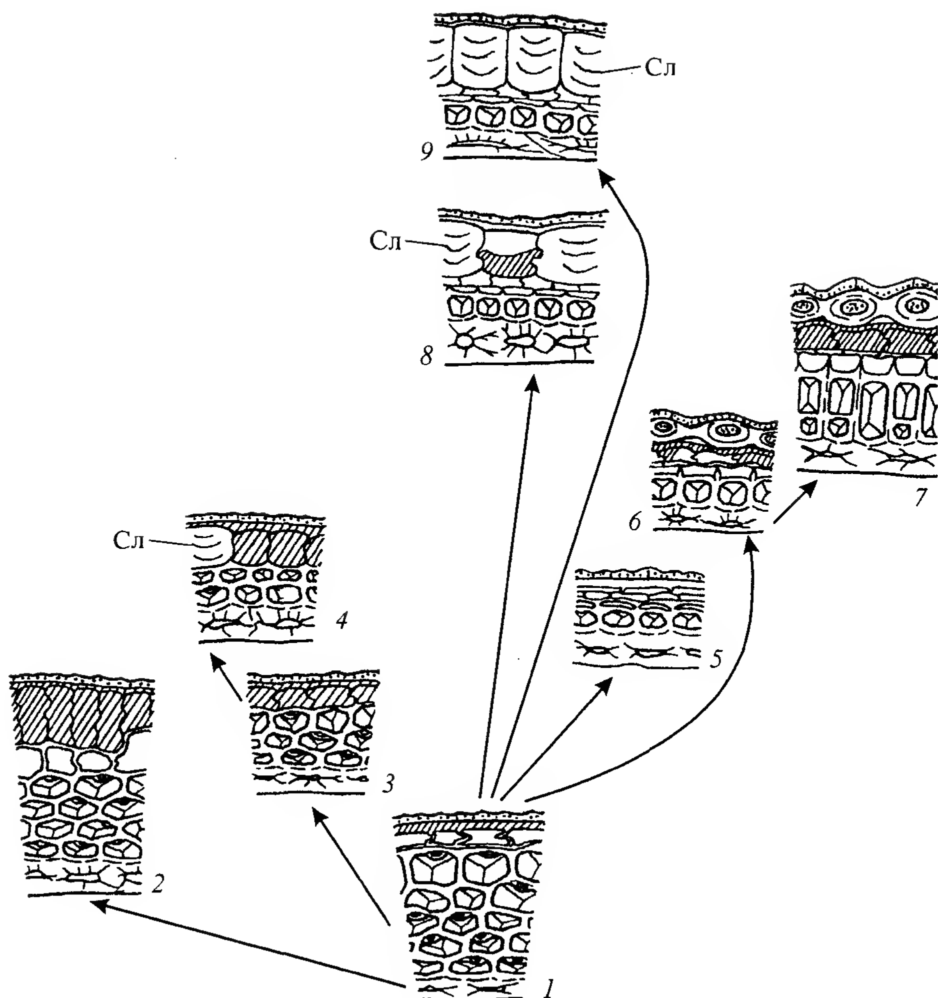


Рис. 8. Возможные направления трансформации структуры перикарпия в роде *Boehmeria*.

1 — *B. ramiflora*; *2* — *B. repens*; *3* — *B. pavonii*; *4* — *B. radiata*; *5* — *B. celtidifolia*; *6* — *B. aspera*; *7* — *B. bullata* subsp. *coriacea*; *8* — *B. cylindrica*; *9* — *B. japonica*. Штрихами показаны танины в экзокарпии, точками — дополнительный покров плода, образованный околоцветником.

но, рудиментами плодолистиков являются также дополнительные ребра перикарпия на латеральных сторонах плода *Boehmeria repens*. Это подтверждает предположение о том, что для *Urticales* исходной была завязь, образованная многими (более 2) плодолистиками с несколькими семязачатками (Bechtel, 1921; Berg, 1989).

Наличие архаичных черт в плодах *Boehmeria* и *Cypholophus*, а также структурное разнообразие перикарпия в роде *Boehmeria* могут, в соответствии с принципом исходного морфологического разнообразия (Мамкаев, 1991, и др.), свидстельствовать об анцестральности обоих родов в процессе эволюционного формирования трибы, особенно рода *Boehmeria*. Это согласуется с наибольшей древностью последнего в семействе по палеоботаническим данным (Knobloch, Mai, 1986; Collinson, 1989). Нужно отметить, что примитивному типу строения перикарпия соответствует нитевидное рыльце, что противоречит эволюционным построениям C. J. Chen (1985), полагающего такой тип рыльца одним из наиболее продвинутых в трибе.

Обнаружено, что эволюция перикарпия (и всей стенки плода) выражается не только в трансформации анатомической структуры, но и в значительном изменении

его химического состава, о чем свидетельствуют различные формы кристаллов и некристаллических минеральных и иных включений, разнообразие форм минерализации клеток перикарпия и околоцветника (накопление минеральных соединений, в основном кремнезема, не только в полостях, но и в оболочках клеток).

Одно из направлений эволюции перикарпия связано с сильной минерализацией экзо- и мезокарпия (в родах *Neodistemon*, *Pipturus* и *Pouzolzia*), а именно, с импрегнированием оболочек их клеток кремнеземом. В перикарпии *Neraudia*, где окремнение мезокарпия и оболочек клеток экзокарпия неполное, можно отметить начальные этапы этого процесса. Более крупный плод в этом роде, снабженный свободным разросшимся околоцветником, и многослойный крупноклетный перикарпий с большим числом однотипных паренхимных слоев являются довольно примитивными, возможно, сохранившимися в связи с эндозоохорией.

Можно предположить, что эволюция перикарпия в роде *Pouzolzia* происходила путем трансформации содержащего кремнезем внутреннего слоя мезокарпия в направлении от более распространенной сетчатой скульптуры внутренней поверхности ВТС клеток к бугорчатой или зернистой, что, возможно, связано с совершенствованием функции аккумуляции минеральных веществ клеткой. Одновременно в тканях перикарпия появляются танины. Вслед за F. D. Boesewinkel и F. Bouman (1994) мы считаем, что их накопление могло обеспечить плодам бо́льшую устойчивость к повреждению микроорганизмами и избыточному свету. Последнее изменение, очевидно, было адаптивным в связи с предполагаемыми нами переходом *Pouzolzia* от древесной жизненной формы к травянистой и с перемещением из мезофитных защищенных мест обитания тропического леса к более открытым и ксерофитным.

Роль околоцветника в формировании стенки плода

Одной из тенденций эволюции плода в трибе *Boehmerieae* явилось развитие из околоцветника структурированного дополнительного покрова. Вначале (при плодах) увядающий и пленчатый, он в процессе эволюции приобретает структурную и гистологическую дифференциацию. При этом околоцветник все более тесно примыкает к плоду и в некоторых родах не отделяется от стенки завязи уже в цветке. Полученные результаты показывают, что околоцветник при плодах развивался в значительной степени независимо от перикарпия. Так, однотипный более или менее сочный покров плода из околоцветника у *Cypholophus* и *Debregeasia* и однотипный же пленчатый покров в роде *Boehmeria* могут сочетаться с перикарпием разных структурных типов. С другой стороны, в некоторых родах (например, *Oreocnide*, *Pouzolzia*) стенка плода с «приросшим» или плотно прилегающим к перикарпию хорошо структурированным дополнительным покровом, очевидно, эволюционировала как единое целое.

Формирование более или менее мясистого покрова плода, разнообразного по анатомическому строению и степени смыкания со стенкой плода — одно из основных направлений развития околоцветника, проявляющееся параллельно в разных родах независимо от структуры перикарпия. Нередко это сочетается с развитием мясистого «цветоложа» плотных головчатых соплодий и, очевидно, является приспособлением к эндозоохории. Сухой структурированный дополнительный покров связан с твердым минерализованным перикарпием.

Анатомическую структуру дополнительного покрова плода часто можно связать с особенностями диссеминации и прорастания, до сих пор малоизученными у представителей трибы. Рыхлая ткань, развивающаяся в ребрах околоцветника некоторых видов рода *Pouzolzia*, свидетельствует о гидрохории. Появление слизевых клеток в покрове плода *Nothocnide*, *Pipturus* и некоторых видов *Pouzolzia* наводит на мысль о его роли в поглощении и удержании влаги и о миксокарпии, возможно, связанной с эпизоохорией. Плоды *Nothocnide* со слизевыми клетками в средних слоях околоцветника обнаруживают конвергентное сходство с плодами некоторых видов рода *Dendrocnide*, содержащими слизь в мезокарпии. В наибольшей степени перенос

функции с перикарпия на структурированный дополнительный покров плода можно наблюдать в родах с твердым минерализованным перикарпием, нередко достаточно редуцированным. Важным свойством такого дополнительного покрова является пластичность его морфолого-анатомического строения (при однотипном строении перикарпия), которая обусловливает значительный в этих родах полиморфизм плода. Гетероморфные диаспоры одной особи (например, крылатые, бескрылые, ребристые (у видов рода *Pouzolzia*) имеют, очевидно, разные способы дисперсии и особенности прорастания.

Значение анатомического строения плода для систематики трибы

Особенности строения перикарпия и дополнительного покрова плода, а также характер участия околоцветника в формировании стенки плода являются диагностическими признаками для родов, внутриродовых таксонов и многих видов. Они позволяют определять границы родов, сходных по макроморфологическим признакам (например, *Boehmeria* и *Pouzolzia* (Wilmot-Dear, Friis, 1996)) и степень их родства. К диагностическим признакам перикарпия относится не только его гистологическая зональность, но также структура клеток (например, кристаллоносных) и форма минеральных отложений (Кравцова, Яковлева, 1998). Выделенные нами по признакам строения перикарпия группы родов (см. таблицу) не совпадают с группами, установленными по признакам строения пыльцевых зерен (Sorsa, Huttunen, 1975) и не соответствуют подтрибам, описанным H. A. Weddell (1856) на основе признаков наличия околоцветника, степени его смыкания с завязью и консистенции при плодах. Структура околоцветника, более пластичная по сравнению с консервативными перикарпием и семенной кожурой, не может, на наш взгляд, иметь предпочтение при построении системы трибы. Полное несоответствие групп родов, выделенных на основе признаков строения плода и на основе макроморфологических признаков (Weddell, 1856) свидетельствует о несостоятельности существующего деления трибы на подтрибы. Группы родов I—V, по-видимому, также нельзя принять в качестве «основы» для выделения подтриб.

Вместе с тем нужно отметить, что полученные данные по роду *Neraudia*, составляющему отдельную группу (IV), хотя и согласуются с мнением R. S. Cowan (1949) о некоторой его близости с родом *Pouzolzia*, свидетельствуют, скорее, об обособленности и архаичности *Neraudia*. Сравнительно крупному плоду с уникальной в пределах трибы морфологией соответствует и уникальная же, довольно примитивная структура перикарпия. Еще одной особенностью этого рода, также представляющей собой, по мнению Friis (1989), примитивную черту, является наличие млечного сока, что выделяет его из сем. *Urticaceae* и сближает с *Moraceae*. Перечисленные структурные отличия могут служить основанием для выделения рода *Neraudia* в отдельную подтрибу.

В группу III мы помещаем роды *Hemistylus* и *Rousselia*, так как строение перикарпия свидетельствует об их принадлежности к трибе *Boehmerieae*, а не к *Parietarieae*. Близость родов в группах III и V подкрепляется их сходством в строении околоцветника (или его отсутствием) и рыльца, разнообразных в пределах других групп.

Полученные результаты показывают, что существуют четкие различия по анатомическому строению плода между родами *Pipturus* и *Pouzolzia*. Вид *Pouzolzia conglobata* правильнее рассматривать в составе рода *Pipturus*, как *Pipturus dentatus* (C. B. Rob.) C. B. Rob., synon. nov. (Kravtsova, Friis, Wilmot-Dear, unpublished). Подтверждается возможность объединения родов *Pouzolzia* s. str. и *Memorialis* (Bennett) Buch.-Ham. ex Wedd. (incl. *Gonostegia* Turcz.) в один род в качестве секций, легко диагностируемых по строению внутреннего слоя мезокарпия.

Сходство в строении перикарпия указывает на родство *Boehmeria* с родами *Archiboehmeria*, *Cypholophus* и *Phenax*, а рода *Sarcochlamys* — с родом *Debregeasia*.

Вместе с тем в группе I сходство может быть результатом параллельной эволюции, приведшей к появлению продвинутой редуцированной структуры, и не являться показателем близкого родства. Так, наличие в кристаллоносных клетках *Astrothalamus* папиллообразных выступов на толстой септе сближает его с родом *Oreocnide*. Роды *Debregeasia*, *Sarcochlamys* и *Astrothalamus* можно объединить с родами II группы на основе сходного строения кристаллоносных клеток, содержащих друзы оксалата кальция, и имеющих толстую септу.

Роды *Nothocnide* (Chew, 1969) и *Pipturus* долгое время были объединены в один род. Настоящее исследование подтвердило их самостоятельность и показало, что они имеют сходное анатомическое строение дополнительного покрова плода и очень различную структуру перикарпия. Важным признаком, указывающим на их близкое родство, является присутствие в анатомически различающихся слоях перикарпия аморфного кремнезема в той или иной форме. Возможно, срастание околоцветника с завязью произошло раньше, чем началось окремнение экзокарпия, что предотвратило этот процесс. Следовательно, группы II и III включают, очевидно, близкие роды, сходные по данному признаку и по присутствию хорошо развитого дополнительного покрова плода, плотно соединенного с перикарпием.

Структура перикарпия, достаточно однотипная в пределах большинства родов, в двух из них (*Boehmeria* и *Debregeasia*) обнаруживает значительное варьирование. В роде *Boehmeria* это связано, очевидно, с его древностью. Изучение анатомической структуры плода у видов *Boehmeria* Нового Света (Kravtsova et al., 2000) показало, что лишь в этом регионе по особенностям строения перикарпия можно выделить 4 группы и несколько подгрупп видов. Это хорошо коррелирует с группированием видов по макроморфологическим признакам и может послужить основой для ревизии рода и создания его системы в мировом масштабе.

В роде *Debregeasia* различия между *D. wallichiana* и другими изученными видами соответствуют родовым. Более того, необычная структура склеренхимного мезокарпия и кристаллоносных клеток выделяют этот вид из всего сем. *Urticaceae*.

Перикарпий *Touchardia* обнаруживает уникальную в трибе форму утолщений клеточных оболочек в экзокарпии и наружном слое мезокарпия, и особенное строение склереид эндо-

Группы родов на основе признаков строения перикарпия и по: Weddell (1856)

Группы родов					Подтрибы, по: Weddell			
I	II	III	IV	V	Euboehmerieae	Sarcochlamideae	Villebruneae	Maouiteae
Archiboehmeria	*Nothocnide*	*Neodistemon*	*Neraudia*	*Gibbsia*	*Boehmeria*	*Cypholophus*	*Pipturus*	*Leucosyce*
Astrothalamus	*Oreocnide*	*Pipturus*		*Leucosyce*	*Pouzolzia*	*Touchardia*	*Villebrunea*,	*Maoutia*
Debregeasia		*Pouzolzia*		*Maoutia*	*Chamabainia*	*Sarcochlamys*	(=*Oreocnide*)	*Myriocarpa*
Sarcochlamys		(incl. *Memorialis*			*Memorialis*	*Neraudia*	*Debregeasia*	*Phenax*
Boehmeria		et *Gonostegia*)						
Chamabainia								
Cypholophus		*Hemistylus*						
Myriocarpa		*Rousselia*						
Phenax								

карпия. Эти признаки, как и структура пыльцевых зерен (Sorsa, Huttunen, 1975), сближают род *Touchardia* с трибой *Elatostemeae* (неопубликованные данные), в которую его первоначально и помещал Weddell (1854). Это согласуется с обособленностью рода в трибе *Boehmerieae* по анатомии древесины (Bonsen, ter Welle, 1984) и листа (Bigalke, 1933, по: Bonsen, ter Welle, 1984) и подтверждает предположение Friis (1989) удалить его из данной трибы. Род *Myriocarpa*, не соответствующий трибе бемериевых по строению древесины и листа, выделяется в ней также наличием в завязи двух одинаково развитых проводящих пучков, что характерно для трибы *Urticeae*.

Проведенное исследование показало, что строение перикарпия в трибе *Boehmerieae* более разнообразно, чем в других трибах семейства. Тип 3(1) сходен с типом «Urtica», широко распространенным в трибе *Urticeae* (Кравцова, 1997), однако, в отличие от *Urticeae*, у бемериевых в наружных слоях перикарпия не формируется система гидроцитов, и радиальные стенки неслизевых клеток экзокарпия лишены утолщений в виде вертикальных тяжей.

Полученные результаты свидетельствуют о неоднородности трибы *Boehmerieae* и необходимости ее ревизии путем отказа от существующего деления на подтрибы, включения в нее родов *Hemistylus* и *Rousselia*, исключения рода *Touchardia* (и, возможно, также рода *Myriocarpa*), объединения родов *Pouzolzia* и *Memorialis* (incl. *Gonostegia*). Они также показывают ее близкое родство с трибами *Forsskaoleae* и *Parietarieae*. Все 3, возможно, происходят от общего предка (Friis, 1989). В роде *Forsskaolea* (Кравцова, 2000) структура перикарпия сходна с примитивной структурой у некоторых видов рода *Boehmeria*. Перикарпий в трибе *Parietarieae* (за исключением родов *Hemistylis* и *Rousselia*), в котором хорошо выражен лишь окремневший экзокарпий, является, по-видимому, результатом редукции перикарпия типа *Pouzolzia*. Это указывает на возможное происхождение от общего предка трибы *Parietarieae* и группы бемериевых, объединяющей *Pouzolzia* и близкие роды.

Благодарности

Искренне благодарю кураторов Гербариев LE и K, а также C. M. Wilmot-Dear, И. А. Грудзинскую, C. J. Chen и N. T. Hiep за предоставленный материал, Т. Д. Вышенскую — за критическое прочтение рукописи статьи, А. П. Меликяна и О. В. Яковлеву — за консультации по некоторым вопросам, I. Friis — за присланную литературу, Л. А. Карцеву — за помощь в работе на СЭМ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Грудзинская И. А. Род *Rousselia* (*Urticaceae*) и его новые таксоны // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 7. С. 937—942.

Кравцова Т. И. Строение плода в трибе *Parietarieae* (*Urticaceae*) в связи с ее систематикой // Бот. журн. 1992. Т. 7. № 7. С. 12—29.

Кравцова Т. И. Сравнительная анатомия перикарпия в трибе *Urticeae* (*Urticaceae*) // Тр. Междунар. конф. по анатомии и морфологии растений (посвященной 150-летию со дня рождения И. П. Бородина), С.-Петербург, 2—6 июня 1997 г. СПб., 1997. С. 74—75.

Кравцова Т. И. Строение перикарпия в трибе *Forsskaoleae* (*Urticaceae*) в связи с ее систематикой // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 11. С. 29—41.

Кравцова Т. И., Яковлева О. В. Особенности строения кристаллоносных клеток в перикарпии *Urticaceae* // Тр. Междунар. конф. по анатомии и морфологии растений (посвященной 150-летию со дня рождения И. П. Бородина), С.-Петербург, 2—6 июня 1997 г. СПб., 1997. С. 185—186.

Кравцова Т. И., Яковлева О. В. О некоторых структурных особенностях содержащего минеральные отложения слоя перикарпия у представителей трибы *Boehmerieae* (*Urticaceae*) // Проблемы ботаники на рубеже XX—XXI веков. Тез. докл., представленных II (X) съезду РБО. СПб., 1998. Т. 2. 47 с.

Мамкаев Ю. В. Методы и закономерности эволюционной морфологии // Современная эволюционная морфология. Киев, 1991. С. 33—56.

Меликян А. П. О признаках примитивности и специализации в типах семенных покровов цветковых растений // Докл. АН Арм. ССР. 1972. Т. 55. С. 239—243.
Меликян А. П. Сравнительная анатомия семенной кожуры *Hamamelidales* и близких порядков в связи с их систематикой // Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Ереван, 1973. 51 с.
Bechtel A. R. The floral anatomy of the *Urticales* // Amer. J. Bot. 1921. Vol. 8. P. 386—410.
Berg C. C. Systematics and phylogeny of the *Urticales* // Evolution, systematics, and fossil history of the *Hamamelidae*. The systematic association. Special vol. N 40B. Oxford, 1989. Vol. 2. «Higher» *Hamamelidae*. P. 193—220.
Boesewinkel F. D., Bouman F. The seed: structure // Johri B. M. (ed.) Embryology of Angiosperms. Berlin, Heidelberg, 1994. P. 567—610.
Bonsen K. J., ter Welle B. J. H. Systematic wood anatomy and affinities of the *Urticaceae* // Bot. Jahrb. Syst. 1984. Bd 105. H. 1. S. 49—71.
Chen C.-J. Sphaerotylos C. J. Chen — a remarkable new genus of *Urticaceae* from China, with notes on the stigmas of the family // Acta Phytotaxonomica Sinica. 1985. Vol. 23. N 6. P. 444—456.
Chew W.-L. Nothocnide (*Urticaceae*) in Malaysia // Gard. Bull. Singapore. 1969. Vol. 24. P. 361—373.
Collinson M. E. The fossil history of the *Moraceae*, *Urticaceae* (incl. *Cecropiaceae*) and *Cannabaceae* // Evolution, systematics, and fossil history of the *Hamamelidae*. The systematic association. Special vol. N 40B. Oxford, 1989. Vol. 2 «Higher» *Hamamelidae*. P. 319—339.
Cowan R. S. A taxonomic revision of the genus *Neraudia* Gaud. (*Urticaceae*) // Pacific Science. 1949. Vol. 3. N 3. P. 231—270.
Friis I. The *Urticaceae*: a systematic review // Evolution, systematics, and fossil history of the *Hamamelidae*. The systematic association. Special vol. N 40B. Oxford, 1989. Vol. 2 «Higher» *Hamamelidae*. P. 285—308.
Knobloch E., Mai D. H. Monographie der Früchte und Samen in der Kreide von Mitteleuropa. Praha, 1986. 223 S.
Kravtsova T. I., Friis I., Wilmot-Dear C. M. Morphology and anatomy of fruits in New World *Boehmeria* in relation to taxonomy // Kew Bull. 2000. Vol. 55. N 1. P. 43—62.
Sorsa P., Huttunen P. On the pollen morphology of the *Urticaceae* // Ann. Bot. Fennici. 1975. Vol. 12. P. 165—182.
Spjut R. W. A systematic treatment of fruit types // Mem. New York Bot. Gard. 1994. Vol. 70. 182 p.
Weddell H. A. Revue de la famille des Urticacées // Ann. Sci. Nat., Bot. 1854. Sér. 4, 1 : 173—212.
Weddell H. A. Monographie de la famille des Urticacées // Archiv. Mus. Hist. Nat. Paris, 1856. T. 9. P. 1—591.
Weddell H. A. Urticacées // De Candolle A. (ed.), Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. 1869. Pars 16, 1. P. 32—235.
Wilmot-Dear C. M. An account of the genus *Debregeasia* (*Urticaceae—Boehmerieae*) // Kew Bull. 1989. Vol. 43. N 4. P. 673—691.
Wilmot-Dear C. M., Friis I. The New World species of *Boehmeria* and *Pouzolzia* (*Urticaceae*, tribus *Boehmerieae*). A taxonomic revision // Opera Bot. 1996. N 129. 103 p.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 2 XI 1999

SUMMARY

The fruit wall structure is studied in 81 species of all 19 genera of the tribe *Boehmerieae*. Seven types and several variants of the pericarp are distinguished. They differ in exo- and mesocarp structure, in the form of intracellular mineral deposits and in the presence of silica in cell walls. The endocarp, in contrast with related tribes *Parietarieae* and *Forsskaoleae*, is always sclerified. The possible trends of pericarp evolution are discussed. In anthocarp of many species a partial transference of pericarp functions to structuralized accessory fruit envelope from perianth is shown. Pericarp (and often fruiting perianth) structure is a diagnostic feature, which may be used in determination of genera limits and their relationship as well as for taxonomy of large genera. The differences discovered in fruit wall anatomy disagree with division of *Boehmerieae* into subtribes by Weddell (1856) and informal division of the tribe on the basis of palinological data (Sorsa, Hutunen, 1975). The genus *Neraudia*, isolated within the tribe by both fruit morphology and anatomy, and the presence of milky sap, probably represents a separate subtribe. Genus *Touchardia* (and, perhaps, also *Myriocarpa*) should be excluded, and *Hemistylus* and *Rousselia* — included to the tribe.

УДК 581.526.33

© В. А. Смагин, М. С. Боч

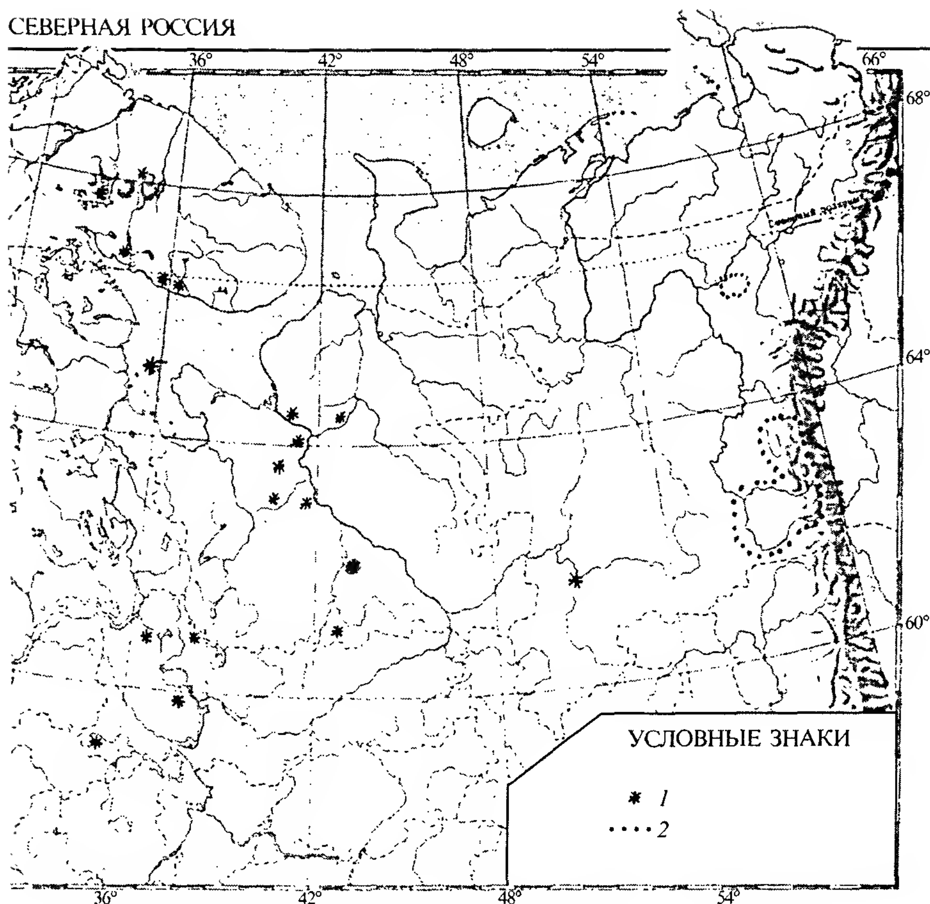
ФЛОРА И РАСТИТЕЛЬНОСТЬ БОЛОТ ЕВРОПЕЙСКОГО СЕВЕРА РОССИИ (В ПРЕДЕЛАХ ТАЕЖНОЙ ЗОНЫ)

V. A. SMAGIN, M. S. BOTCH. FLORA AND VEGETATION OF MIRES IN THE NORTH RUSSIA (IN TAIGA REGION)

Дан обзор растительности болот европейского Севера России. Отмечены сообщества 50 ассоциаций, 11 союзов, 7 порядков и 5 классов. Дан сжатый анализ их флоры, приведен продромус выделенных синтаксонов.

Ключевые слова: Север, Европейская Россия, растительность болот, таежная зона, классификация растительности.

Статья представляет итоговый обзор флоры и растительности болот европейского Севера России (в пределах таежной зоны) на основе материалов, собранных исследователями разных поколений (начиная с данных Н. Г. Солоневич и М. С. Боч по северо-восточной части Республики Коми). В работе использованы материалы, собранные на границе подзон лесотундры и северной тайги, а также описания растительности болот Северного Приуралья, выполненные Боч в Печоро-Илычском заповеднике в 1971—1974 гг. Для создания подробной сводки-обзора растительности болот (задуманной для всей европейской части России от границы лесотундры до лесостепной зоны) были предприняты исследования сотрудниками Болотного экспедиционного отряда Отдела геоботаники Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (М. С. Боч, В. А. Смагин, Е. О. Кузьмина) с участием студентов и аспирантов (А. Зайцев, И. Вековищев, В. Санковский, Т. Минаева) в Мурманской (1985 г.), Вологодской (1986 г.) и Архангельской (1987—1988 гг.) областях. Они были продолжены Боч и Смагиным при проведении исследований в юго-западной части Республики Коми (1995 г.) и на Большом Соловецком острове (1996 г.). Таким образом, была охвачена территория Русского Севера от Кольского п-ова до Северного Урала, от побережья Белого моря до южных границ Вологодской обл. и Республики Коми. Вопрос о границах региона, обзор болотной растительности которого здесь дается, у авторов в свое время вызывал разногласия. Боч считала, что его следует ограничить подзоной средней тайги и не рассматривать в нем растительность болот находящихся в подзоне южной тайги. Смагин, из-за формального удобства, а также неопределенности и разночтения в литературе по вопросу о том, где следует проводить эту границу, предпочел взять за основу административные границы областей, традиционно считающихся северными (Смагин 1999а, б, в, 2000а, б, в). Поэтому в пределы рассматриваемого региона попали юго-западные части Вологодской обл. и Республики Коми, которые действительно трудно считать севером, в строго научном смысле слова. Главным негативным последствием этого явилось попадание в разряд «северных» ряда растительных ассоциаций, ареалы которых не заходят севернее пределов подзоны южной тайги, входящих в состав класса Phragmiti-Magnocaricetea. Во избежание неправильного восприятия излагаемого материала при характеристике таких ассоциаций (Смагин, 2000б) подчеркивалось их условное отнесение к растительности болот Севера и ограниченность распространения южнотаежной частью региона. Других, искажающих естественную картину состава и



Север Европейской России.

1 — стоянки экспедиционного отряда, *2* — границы районов исследования.

распространения растительных сообществ болот Русского Севера, следствий «административного» расширения его границы на юг, с нашей точки зрения не имеется. Единично встреченные в Белозерском р-не Вологодской обл. сообщества асс. Primulo-Schoenetum ferruginei и Caricetum lepidocarpae, в данной статье не рассматриваются и их видовой состав при анализе флоры не учитывается. Районы проведенных исследований (см. рисунок) охватывают весь север Европейской России. Хотя предлагаемый обзор безусловно нельзя рассматривать как полный и окончательный, он является итогом почти 40-летнего этапа исследования болотной растительности Русского Севера, важным шагом на пути создания классификации и сводки-обзора растительности болот всей равнинной части Европейской России.

Изучение растительности болот проводилось маршрутными геоботаническими методами. Маршруты выбирались так, чтобы можно было охватить максимум разнообразия болот и болотной растительности исследуемого региона. Непосредственно в поле исследования проводились методом закладки профилей, пересекающих все представленные на болоте микроландшафты и растительные сообщества. Описания выполнялись по мере смен растительности. Густота сети закладываемых профилей зависела от площади болот и степени разнообразия их растительности.

За годы исследований было выполнено около 1 тыс. описаний растительности, обследовано большое число болот и болотных массивов (районы, охваченные исследованием, обозначены на карте пунктиром).

Результаты исследования растительности болот европейского Севера России опубликованы ранее (Смагин, 1999а, б, в, 2000а, б, в). Цель данной работы — общая характеристика выделенных синтаксонов, анализ флористического состава растительности болот Севера (на основании данных, полученных во время выполнения геоботанических исследований), сравнение с таковым болот Северо-Запада (Боч, Смагин, 1993).

Хочется подчеркнуть, что работа — плод усилий группы исследователей, ядром которой, вдохновляющей и организующей, выполнившей больший объем полевых исследований, силой была Марина Сергеевна Боч.

Флора исследованных болот

Флора сосудистых растений

В основу анализа флоры положены данные, полученные во время геоботанических исследований. Сделано около 1 тыс. описаний (на болотах Северо-Запада — более 3 тыс.), на основе которых проведен таксономический, географический, экологический и экологоценотический анализ флоры болот. Всего было выявлено 260 видов сосудистых растений и 86 видов листостебельных мхов. На Северо-Западе соответственно — 357 и 127, в Карелии — 283 и 110 (Кузнецов, 1989), отдельно взятом Северном Приуралье — 158 и 70 (Боч, Василевич, 1980).

По группам высшего таксономического ранга болотная флора Русского Севера распределяется следующим образом: сосудистых споровых 14 видов (5.4 %); голосеменных 7 видов (2.7 %); покрытосеменных 239 видов (91.9 %), в том числе: однодольных 90 видов (34.6 %), двудольных 149 видов (57.3 %).

Виды, отмеченные на болотах, относятся к 56 семействам (на Северо-Западе — к 70). Среди 11 наиболее представленных по числу видов семейств — *Cyperaceae* (38 видов, или 15 %), *Poaceae* (20, или 8 %), *Rosaceae* (15, или 6 %), *Salicaceae* (14, или 5.5 %), *Asteraceae* (13, или 5 %), *Orchidaceae* (11, или 4.3 %), *Ericaceae* (включая *Vacciniaceae*) (10, или 4 %), *Scrophulariaceae* и *Betulaceae* (по 8 видов или по 3.3 %), *Apiaceae* и *Caryophyllaceae* (по 7 видов или по 3 %). К ним примыкают 4 сем.: *Ranunculaceae*, *Juncaceae*, *Equisetaceae*, *Polygonaceae* (по 6 видов или по 2.5 %). По сравнению с флорой болот Северо-Запада здесь заметно увеличение доли сем.

ТАБЛИЦА 1

Соотношение широтно-географических элементов во флоре сосудистых растений болот Севера и Северо-Запада

Широтно-географические элементы	Флора болот			
	Север		Северо-Запад	
	А	Б	А	Б
Гипоарктические	21	8.0	18	5.0
Гипоарктобореальные	20	7.6	11	3.0
Арктоальпийские	12	4.6	—	—
Арктобореальные	1	0.4	12	3.3
Бореальные	181	69.3	287	80.7
Бореально-неморальные	13	5.0	20	5.5
Неморальные	2	0.8	9	2.5
Плюризональные	11	4.2	*	*

Примечание. А — число видов; Б — доля от общего числа видов в %; * — не выделялись.

ТАБЛИЦА 2

Соотношение долготно-географических элементов во флоре сосудистых растений болот Севера и Северо-Запада

Долготно-географические элементы	Флора болот			
	Север		Северо-Запад	
	А	Б	А	Б
Циркумполярные	114	43.7	230	63.6
Евразиатские и европейско-сибирские	76 и 18	29.1 и 6.9	61	17.2
Европейские и европейско-американские	30 и 1	11.5 и 0.4	55	16.4
Амфиатлантические	4	1.6	8	2.2
Амфиокеанические	2	0.8	1	0.2
Сибирские	15	5.7	2	0.4

Примечание. Обозначения см. табл. 1.

Salicaceae, *Betulaceae*. Однако по сравнению с флорой болот отдельно взятого Северного Приуралья существенных отличий нет.

Анализ географических элементов флоры показал существенные отличия от Северо-Запада. По широтному распределению виды отнесены к 8 группам (табл. 1). Так же как и на Северо-Западе, преобладающей является бореальная группа. Однако доля гипоарктических, гипоарктобореальных и арктоальпийских групп видов заметно возрастает, а неморальных и бореально-неморальных видов уменьшается.

Среди долготных групп, как и на Северо-Западе, преобладают циркумполярные виды (табл. 2). Меньше доля амфиокеанических и европейских видов, больше — евразиатских и сибирских.

По степени встречаемости на болотах виды относятся к следующим группам: редкие — 182 (70.0 %); спорадические — 46 (17.5 %); частые — 12 (4.5 %); активные — 20 (7.6 %); уникальные — 1 (0.4 %). Как и на болотах Северо-Запада, активных и часто встречающихся видов мало, на их долю приходится 12—13 % от общего числа видов.

По степени обилия виды подразделены на следующие группы: рассеянные — 69 (26.3 %); единичные — 155 (59.3 %); обильные — 38 (14.4 %). В отличие от Северо-Запада, здесь больше оказалась доля единичных видов, а обильных видов меньше.

Мохообразные

При описании болотной растительности севера Европейской России нами было отмечено 86 видов листостебельных мхов, 6 печеночных (а также 10 лишайников). Листостебельные мхи относятся к 17 сем. Состав ведущих семейств выглядит следующим образом: *Sphagnaceae* — 30 видов (36 %), *Amblystegiaceae* — 17 (20 %), *Mniaceae* — 9 (11 %), *Dicranaceae* — 5 (6 %), *Brachytheciaceae* — 5 (6 %), *Bryaceae* — 4 (5 %), *Meesiaceae* — 3 (3.5 %). В остальных 10 семействах в основном по 1 виду.

На долю ведущих семейств приходится 85 % флоры.

По географической структуре преобладают циркумполярный (по широтному распределению) и бореальный (по долготному распределению) элементы.

Что касается печеночных мхов (и лишайников), то степень их представленности в наших описаниях весьма невелика. Поэтому отмечались лишь занимающие сколько-нибудь заметный процент площади напочвенные лишайники и образующие черный ковер в мочажинах печеночные мхи. Степень их выявленности в ходе наших исследований безусловно невелика.

Географические группы видов сосудистых растений даны согласно «Флоре северо-востока европейской части СССР» (1974—1977 гг.), мхов — «Списку мхов территории бывшего СССР» (Игнатов, Афонина, 1992).

Растительность болот Русского Севера

Растительность болот отнесена нами к 5 классам, 7 порядкам, 11 союзам и 50 ассоциациям. Далее приводится их продромус.

Класс Vaccinietea uliginosi Tx. 55.

Порядок Vaccinietalia uliginosi Tx. 55.

Союз Ledo pinion Tx. 55 (диагностические виды: табл. 3, А, В).

1. Асс. Sphagno-Pinetum Smagin 98 em Kaks 14.

Диагностические виды: *Pinus sylvestris*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Carex globularis*, *Pleurozium schreberi*, *Sphagnum angustifolium*. Включает в себя сообщества с древесным ярусом из сосны выс. 7 м и сомкнутостью крон более 0.3.

2. Асс. Betulo nanae-Piceetum obovatae Smagin 98.

Диагностические виды: *Picea obovata*, *Betula nana*, *Vaccinium myrtillus*, *Empetrum hermaphroditum*, *Rubus chamaemorus*, *Carex globularis*, *Sphagnum russowii*, *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum strictum*, *P. commune*. Включает в себя сообщества с древесным ярусом из ели (иногда с незначительной примесью березы) выс. 8—12 м, но с малой сомкнутостью крон — 0.1—0.3.

3. Асс. Vaccinio-Chamaepericlymenetum suecici Smagin 2000 (характерный вид : табл. 3, Л).

Диагностические виды: *Chamaepericlymenum suecicum*, *Vaccinium myrtillus*, *Rubus chamaemorus*, *Polytrichum commune*.

4. Асс. Carici globularii-Betuletum nanae Smagin 99.

Диагностические виды: *Carex globularis*, *Betula nana*, *Rubus chamaemorus*, *R. arcticus*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Sphagnum angustifolium*, *Polytrichum strictum*, *P. commune*.

Отличительной чертой 2 последних ассоциаций является отсутствие древесного яруса, характерного для данного класса. Но флористический состав их сообществ однозначно свидетельствует об их принадлежности именно этому классу.

Ассоциация рассматриваемая вне союза, имеющая переходный характер.

5. Асс. Pino sylvestris-Sphagnetum Smagin 98 em Yurev, Filatov 13.

Диагностические виды: *Pinus sylvestris* f. *litvinowii*, f. *uliginosa*, *Andromeda polifolia*, *Oxycoccus palustris*, *Drosera rotundifolia*, *Sphagnum angustifolium*, *S. magellanicum*, *S. fuscum*. Включает в себя сообщества с разреженным (сомкнутость — 0.1—0.3) и низким (3—7 м) древесным ярусом из сосны болотных форм, с эдификаторным моховым — сфагновым ярусом.

Союз Betulion pubescentis. Tx. 55

6. Асс. Menyantho-Piceetum obovatae Smagin 98.

Диагностические виды: *Picea obovata*, *Menyanthes trifoliata*, *Comarum palustre*, *Equisetum fluviatile*, *Calamagrostis canescens*, *Chamaedaphne calyculata*, *Oxycoccus palustris*, *Vaccinium uliginosum*, *Sphagnum angustifolium*, *S. centrale*, *S. warnstorffii*. Включает сообщества с древесным ярусом сомкнутостью крон 0.2—0.4 и высотой 5—8 м, образованным елью, часто со значительной примесью березы.

Ассоциация, рассматриваемая вне союза, имеющая переходный характер.

7. Асс. Pino-betulo pubescentis-Sphagnetum Smagin em Filatov et Yurev 13.

Диагностические виды: *Pinus sylvestris*, *Betula pubescens*, *Eriophorum vaginatum*, *Chamaedaphne calyculata*, *Andromeda polifolia*, *Carex lasiocarpa*, *Menyanthes*

ТАБЛИЦА 3

Синтаксономический состав растительности болот севера европейской части России

Класс	Vac. ulig.			Oxyc.-Sph.				Sph. pap.			Пер.	Sch.-Car. nig.			B.-T.	A. g.	P.-Mc.
№ синтаксона	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Число описаний	22	5	26	34	33	19	120	52	14	4	39	156	279	36	84	7	52
Виды/классы пост; баллы пр. покр.																	
А																	
Vaccinium myrtillus	V2′	V3′	IIII	I+	++	r+	I+	I+	—	—	I+	—	—	—	r+	I+	—
V. vitis-idaea	VI	VI	IV1	II+	II+	++	II+	I+	++	—	III+	r+	r+	—	++	III+	—
Carex globularis	VI	—	V2	II+	I+	r+	r+	++	—	—	I+	r+	—	—	r+	I+	—
Pleurozium schreberi	IV2′	III	IIII	III+	IV1	++	III	II1	—	—	II+	r+	r+	—	IIII	III+	—
Polytrichum commune	III2′	III4′	IV3′	++	IIII	r+	r+	r+	—	—	I+	—	r+	—	r+	I+	—
Sphagnum girgensohnii	—	III3	II	—	—	—	—	—	—	—	I1	—	r+	—	—	—	—
S. russowii	III′	IIII′	III2′	I+	II2	I+	++	II	++	—	III	r+	r+	—	r+	—	—
Б																	
Betula nana	IVI′	III+	V2′	IVI′	V2′	IIII	IV2′	V2′	VI′	IVI′	III+	II+	III+	I+	IV2′	—	r+
Eriophorum vaginatum	IIII	IV+	III+	VI′	VI′	V2′	VI	IVI	II+	V1	III+	IV+′	II+	++	II+	I+	++
Sphagnum angustifolium	IV3′	—	IV3′	V4′	IV5′	IV4′	II1	III	—	IV3′	IV3′	II2′	II1′	r+	II2′	—	++
В																	
Ledum palustre	IVI	II+	II+	IVI	IIII	III+	IV1	IIII	II+	II+	III+	++	r+	—	I+	—	—
Vaccinium uliginosum	VI	III+	III+	VI	II+	III1	V1	III1	I+	—	IIII	r+	r+	—	II+	I+	—
Rubus chamaemorus	III	V2′	V2′	IVI	V3′	I+	V2′	IVI′	II+	—	II1	++	++	—	++	III+	—
Empetrum nigrum	IVI	VI	IV1	IV2′	III2′	r+	IV2′	IV2′	II+	—	I+	r+	r+	—	I+	—	—
E. hermaphroditum																	
Polytrichum strictum	IVI	—	IV2′	III1	III1	IV2′	II1	III1	++	IV2′	II+	I1	++	—	I+	—	—
Melampyrum pratense	II+	IVI	—	III+	II+	I+	++	r+	—	—	II+	++	r+	—	II+	—	—
Г																	
Oxycoccus palustris	II+	I+	—	IV1	II+	VI	IVI	III+	III+	VI	VI	IV+	III+	II+	IVI	II+	I+
Andromeda polifolia	III+	I+	III	VI	VI	V1	V1	V1	V+	V2	III+	IV1	IIII	++	III+	—	++
Chamaedaphne calyculata	III	—	++	IV1′	II+	V2′	III1′	II1	—	V2′	IV1′	II+	II+	—	IIII	—	r+
Sphagnum magellanicum	III2	—	++	IV2′	I2	V5′	III	I1	++	V5′	III2′	III	II1	—	III	—	++

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

Класс	Vac. ulig.			Oxyc.-Sph.				Sph. pap.			Пер.	Sch.-Car. nig.			B.-T.	A. g.	P.-Mc.
№ синтаксона	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Число описаний	22	5	26	34	33	19	120	52	14	4	39	156	279	36	84	7	52
Виды/классы пост: баллы пр. покр.																	
Д																	
Sphagnum fuscum	III1	—	++	IV3′	I1	III2	V5′	V5′	III′	III1	++	I1	r+	—	I1	—	—
S. capillifolium	II1	—	+1	I+	—	—	III	III	—	—	++	++	r+	—	r+	—	—
Calluna vulgaris	—	I+	—	III′	III′	—	III1′	III1′	III+	—	—	++	r+	—	r+	—	—
Drosera rotundifolia	r+	—	—	II+	I+	II+	IV+	IV+	III+	IV+	r+	++	I+	I+	II+	—	—
Oxycoccus microcarpus	I+	I+	IV1	III+	V1	I+	IV1	IV+	I+	III+	—	r+	++	—	++	—	r+
Cladonia rangiferina	—	—	++	—	r+	++	IV1	III	I+	—	r+	++	—	—	r+	—	—
C. arbuscula	—	—	r+	—	r+	++	III1	III	++	—	++	++	r+	—	++	—	—
Sphagnum rubellum	—	—	—	—	—	—	I1	r+	—	—	—	++	—	—	—	—	—
Е																	
Sphagnum fallax	++	—	II1	II2′	I1	II2	r+	r+	—	II2	II2′	I2′	II2′	—	—	—	—
Carex pauciflora	—	—	—	II+	I+	II+	II+	II+	++	II+	++	II+	r+	—	++	—	—
Ж																	
Menyanthes trifoliata	r+	—	—	—	—	—	—	IV1′	V2′	V2′	III2′	++	IV1′	IV2′	IV2′	III	III
Carex chordorrhiza	—	—	r+	—	++	—	—	I+	II′	—	II+	r+	II+	II+	III	—	II
C. rostrata	—	—	++	—	II	++	++	I+	I+	V2′	III1′	r+	III1′	IIII′	III+	II+	IIII′
Utricularia intermedia	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	r+	—	I+	I+	r+	II+	I+
Carex lasiocarpa	r+	—	—	—	—	—	r+	III1′	IV2′	III1′	III′	r+	III′	r+	IV1′	—	III′
Eriophorum polystachion	—	II+	++	—	++	—	r+	II+′	IV1′	—	I+	I+′	III′	++	++	—	I+
Carex livida	—	—	—	—	—	—	—	r+	II+	—	—	—	I+′	—	—	—	—
З																	
Rhynchospora alba	—	—	—	—	—	—	—	—	++	—	—	I+′	++′	—	—	—	—
Scheuchzeria palustris	—	—	—	I+	—	++	++	I+	—	IV1	++	IIII′	II+′	r+	r+	—	—
Carex limosa	—	—	—	II+	++	++	r+	++	—	II+′	II+	III′	III′	III	I+	—	I+
C. rariflora	—	—	—	—	—	—	++	++	I+	—	—	I+′	I+′	—	r+	—	—
Sphagnum flexuosum	—	—	r+	—	—	—	—	—	—	—	—	r1	r1	—	—	—	r+
Cladopodiella fluitans	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+1	r+	—	—	—	—

Sphagnum majus	—	—	—	—	II2	—	r+	—	++	—	—	I2′	+1′	—	—	—	+1
S. balticum	—	I2	++	+1	++	r+	I1	r+	—	—	—	I2′	+1′	—	—	—	r+
Drosera anglica	—	—	—	—	—	—	r+	++	III+	—	—	I+	I+	r+	—	—	—
Drosera × obovata	—	—	—	—	—	—	r+	—	—	—	—	r+	r+	—	—	—	—
Sphagnum cuspidatum	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	r+′	r+	—	—	—	—
S. lindbergii	—	—	r+	—	++	—	r+	—	—	—	—	II3′	I1′	—	—	—	—
S. jensenii	—	—	—	—	—	—	r+	—	+1	—	—	r+′	+1′	—	—	—	—
И																	
Sphagnum papillosum	—	—	—	—	—	—	++	II2	IV4′	II2	r+	+1	+1′	—	r+	—	—
Molinia caerulea	—	—	—	—	—	—	—	III1′	V2′	—	—	—	r+	—	r+	—	—
Baeothryon cespitasum	—	—	—	—	++	—	II+	III1′	IV1′	—	—	I+′	I+′	++	r+	—	r+
Baeothryon alpinum	—	—	—	—	—	—	r+	III+	V1	—	—	—	r+	I+	I+	—	r+
Potentilla erecta	—	—	—	—	—	—	—	II+	III+	—	—	—	—	—	r+	—	—
Arctous alpina	—	—	—	—	—	—	r+	r+	—	—	—	—	—	—	r+	—	—
К																	
Comarum palustre	r+	—	—	—	—	—	—	I+	II+	—	III1′	—	I+	III1′	III1′	V1	V2′
Equisetum fluviatile	—	—	—	—	—	—	—	II+	—	—	III1	r+	II+	III1′	III1	II+	IV2′
Naumburgia thyrsiflora	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	++	—	++	II+	r+	IV+	II+
Carex cinerea	—	—	++	—	—	—	—	—	—	—	II+	r+	++	r+	++	III+	II+
Calamagrostis neglecta	—	—	—	—	—	—	—	r+	++	—	++	—	++	I+	r+	V1	++
Carex aquatilis	—	II+	II+	—	I+	—	r+	—	—	—	—	r+	I+′	++	r+	I+	III′
Warnstorfia exannulata	—	I1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	++	r1	r+	—	II2′
Epilobium palustre	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	++	—	r+	III+	II+	III+	II+
Galium palustre	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	II+	—	—	III1	I+	V+	I+
Cicuta virosa	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	++	—	—	I+	r+	—	II+
Л																	
Chamaepericlymenum suecicum	—	V2′	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
М																	
Pinus sylvestris	V	I+	—	V	II+	III1	III1	II1	II+	II+	IV	II+	++	++	IV	—	r+
Betula pubescens	IV	I+	—	II+	I+	I+	r+	r+	II+	—	V	++	I+	II+	V	V	I+
Picea obovata	IV	IV+	III1	++	III+	r+	r+	r+	—	—	III	r+	++	++	II	V	r+
Pinus sibirica	II+	—	—	r+	—	—	—	—	—	—	r+	—	—	—	r+	II+	—
Abies sibirica	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	III+	—

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

Класс	Vac. ulig.			Oxyc.-Sph.				Sph. pap.			Пер.	Sch.-Car. nig.			B.-T.	A. g.	P.-Mc.
№ синтаксона	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Число описаний	22	5	26	34	33	19	120	52	14	4	39	156	279	36	84	7	52
Виды/классы пост; баллы пр. покр.																	
H																	
Carex cespitosa	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	r+	—	—	++	I+	V2′	r+
Rubus arcticus	—	—	II+	—	r+	—	—	—	—	—	I+	—	r+	—	++	V2′	—
Caltha palustris	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	I+	—	—	I+	++	V2′	I+
Salix jenisejensis	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	r+	V1	—
Petasites frigidus	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	++	—	—	—	r+	III+	r+
Climacium dendroides	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	++	I+	V+	—
Hylocomium splendens	—	—	—	r+	—	—	r+	r+	—	—	I+	—	—	—	r+	V1	—
Rhytidiadelphus triquetrus	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	r+	V1	—
Filipendula ulmaria	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	II+	I+	V2′	++
Juniperus communis	II+	—	++	—	++	—	—	II+	II+	—	I+	—	—	r+	I+	IV+	r+
Rosa acicularis	++	—	—	—	—	—	—	—	—	—	I+	—	—	—	++	III+	—
Duschekia fruticosa	++	—	—	—	r+	—	—	—	—	—	—	—	r+	—	++	IIII	r+
Salix phylicifolia	—	—	r+	—	—	—	—	r+	—	—	I+	—	r+	II	I+	V1	++
Equisetum pratense	—	—	—	—	—	—	—	—	++	—	—	—	—	—	r+	V+	—
Cardamine pratensis	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	I+	r+	IV+	++
Pseudobryum cinclidioides	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+I	—	—	++	r+	III1	++
Rhizomnium pseudopunctatum	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	++	—	—	—	r+	IIII	r+
Plagiomnium cuspidatum	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	III	—
Lonicera caerulea	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	IV+	—
Geum rivale	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	++	III1	—
Padus avium	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	III+	—
Trollius europaeus	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	III+	—
Veronica longifolia	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	++	—	III+	r+
Gymnocarpium dryopteris	—	I+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	III+	—
Pyrola rotundifolia	—	—	r+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	II+	V+	—
Alnus glutinosa	—	—	—	—	r+	—	—	—	—	—	++	—	—	++	++	I+	—
Viola epipsila	—	—	—	—	—	—	—	r+	—	—	—	—	—	I+	++	V1	r+

O																	
Sphagnum warnstorfii	—	I1	—	—	—	—	r+	I1	II+	—	+1	—	r+	III	V4′	V3′	++
Bistorta major	—	—	I+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	r+	II+	IVI	I+	—
Tomentypnum nitens	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	r+	—	r+	I1	III2′	—	r+
Carex dioica	—	I+	—	—	—	—	—	II+	IIII	—	—	—	r+	I+	III+	—	—
Epipactis palustris	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	++	II+	—	—
Helodium blandowii	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	r+	I+	—	r+
Eriophorum latifolium	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	r+	I+	—	—
Gymnadenia conopsea	—	—	—	—	—	—	—	—	++	—	—	—	—	r+	I+	—	—
Angelica sylvestris	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	r+	I+	—	r+
Equisetum palustre	—	—	r+	—	—	—	—	++	II+	—	III	—	r+	I+	II+	I+	++
Carex nigra	—	—	—	—	—	—	—	r+	—	—	r+	—	r+	I1′	++	—	—
C. diandra	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	III′	I+	I+	—
C. appropinquata	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	r+	—	—	III2′	III′	—	r+
Poa pratensis	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	II+	II+	—	r+
Deschampsia cespitosa	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	I+	—	—	+1	r+	—	++
Rumex acetosa	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	III+	++	—	r+
Saxifraga hirculus	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	III	II+	—	—
Stellaria crassifolia	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	II+	r+	—	r+
Parnassia palustris	—	—	—	—	—	—	—	—	I+	—	—	—	r+	++	I+	II+	—
Hamatocaulis vernicosus	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	I2′	++	—	++
Прочие виды																	
Aulacomnium palustre	III+	—	III+	II+	II+	II+	I+	I+	I+	II+	II+	r+	r+	I1	IVI	II+	r+
Eriophorum russeolum	—	—	r+	—	I+	—	—	—	—	—	—	I+′	++′	—	—	—	r+
Equisetum sylvaticum	r+	III	r+	—	r+	—	r+	++	—	—	++	—	r+	r+	—	—	r+
Dactylorhiza maculata	—	—	—	r+	++	—	—	r+	—	—	++	r+	r+	r+	r+	—	—
Carex paupercula	—	—	—	—	++	r+	r+	r+	—	—	II+	++	r+	++	r+	III+	r+
Mylia anomala	—	—	—	—	—	—	I+	I+	—	—	—	r+	—	—	—	—	—
Calliergon stramineum	—	—	I+	—	++	—	r+	++	I1	—	++	++	++	++	++	—	+1
Warnstorfia fluitans	—	—	r+	—	++	—	—	—	—	—	—	++	++	—	—	—	++
Eriophorum scheuchzeri	—	—	—	—	++	—	—	—	—	—	—	r+	r+	—	—	—	—
Sphagnum subnitens	—	—	—	—	rI	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Cladonia fimbriata	—	—	r+	—	—	—	r+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

Класс	Vac. ulig.			Oxyc.-Sph.				Sph. pap.			Пер.	Sch.-Car. nig.			B.-T.	A. g.	P.-Mc.
№ синтаксона	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Число описаний	22	5	26	34	33	19	120	52	14	4	39	156	279	36	84	7	52
Виды/классы пост; баллы пр. покр.																	
C. pyxidata	—	—	r+	—	—	—	r+	r+	—	—	—	r+	—	—	—	—	—
Carex rotundata	—	I+	—	—	I+	—	++	r+	++	—	—	I+′	r+	—	—	—	r+
Trientalis europaea	—	III+	I+	—	++	—	—	I+	II+	—	I+	—	r+	—	++	V+	—

Примечание. Название синтаксонов — Vac. ulig. — Vaccinietea uliginosae; Oxyc.-Sph. — Oxycocco-Sphagnetca; Sch.-Car. nig. — Scheuchzerio-Caricetea nigrae; A. g. — Alnetea glutinosae; P.-Mc. — Phragmiti-Magnocaricetea; B.-T. — порядок Betulo-Tomentypnietalia; переходные — асс., переходные от класса Oxycocco-Sphagnetea к классу Scheuchzerio-Caricetea nigrae, включая относящиеся к союзу Sphagnion papillosii. Номера синтаксонов: 1 — союз Ledo pinion; 2 — асс. Vaccinio-Chamaepericlymenetum succici; 3 — асс. Carici globularii-Betuletum nanae; 4 — асс. Pino sylvestris-Sphagnetum angustifolii; 5 — асс. Betulo nanae-Sphagnetum angustifolii; 6 — союз Sphagnion magellanici; 7 — союз Sphagnion fusci; 8 — асс. Menyantho-Sphagnetum fusci; 9 — асс. Molinio caerulei-Sphagnetum papillosi; 10 — асс. Menyantho-Sphagnetum magellanici; 11 — асс. Pino betulo pubescentis-Sphagnetum angustifolii; 12 — союз Rhynchosporion albae; 13 — союз Caricion lasiocarpae; 14 — союз Caricion nigrae (включая условно относимые к нему 3 ассоциации); 15 — союз Betulo-Tomentypnion; 16 — союз Calamagrostio langsdorffii-Betulion pubescentis; 17 — союз Magnocaricion. Римскими цифрами показаны классы постоянства видов: r < 5 %; + —5 — 10 %; I — 10—20 %; II — 20—40 %; III — 40—60 %; IV — 60—80 %; V — > 80 %. Арабскими цифрами показаны баллы среднего проективного покрытия: +— < 1 %; 1 — 1—5 %; 2 — 5—15 %; 3 — 15—25 %; 4 — 25—50 %; 5 — > 50 %, для древостоя не указываются. ′ — вид в сообществах данного синтаксона является доминантом. Группы видов: А—О, см. в тексте. М — виды, образующие древостой (древесный ярус).

trifoliata, *Sphagnum angustifolium*, *S. fallax*, *S. magellanicum*. Включает в себя сообщества с древесным ярусом высотой 2.5—8 м и сомкнутостью 0.1—0.3, образованным сосной и березой, и с эдификаторным моховым — сфагновым ярусом.

Класс Oxycocco-Sphagnetea Br.-Bl. et Tx. 43 (диагностические виды: табл. 3, Б, В, Г, Д; виды, фитоценотический оптимум которых находится в сообществах класса Е).

Порядок Sphagnetalia magellanici Kastn. et Floss. 33.

Союз Sphagnion fusci Br.-Bl. 20

8. Acc. Empetro (hermaphroditi)-Sphagnetum fusci Du Rietz 21.

9. Acc. Ledo-Sphagnetum fusci Du Rietz 21.

Союз Sphagnion magellanici

10. Acc. Chamaedaphne-Sphagnetum magellanici Bogdanowskaya-Guiheneuf 36 et Boc 90.

11. Acc. Betulo nanae-Sphagnetum angustifolii Smagin 2000.

Союз Sphagnion papillosi Smagin 2000 (диагностические виды: табл. 3, И)

Включает ассоциации, имеющие черты как класса Oxycocco-Sphagnetea, так и Scheuchzerio-Caricetea nigrae, и имеет одинаковые основания быть отнесенным к тому или другому.

12. Acc. Menyantho-Sphagnetum fusci Blagoveschenskyi 36 et Boc 90.

13. Acc. Menyantho-Sphagnetum magellanici Boc 90.

14. Acc. Molinio caerulei-Sphagnetum papillosi Kuznetsov 98.

Класс Scheuchzerio-Caricetea nigrae (Nordh. 36) Tx. 37 (диагностические виды : табл. 3, Ж).

Порядок Scheuchzerietalia Nordh. 36 (диагностические виды: табл. 3, Г; обычные для сообществ порядка Б, фитоценотический оптимум которых лежит в сообществах порядка Е).

Союз Rhynchosporion albae Koch 26
(диагностические виды: табл. 3, 3)

Сообщества ассоциаций союза отличаются наличием разреженного травяно-кустарничкового яруса и, как правило, сомкнутого сфагнового яруса.

15. Асс. Caricetum limosae Osvald 23.

Диагностические виды: *Carex limosa*, *Scheuchzeria palustris*, *Eriophorum vaginatum*.

16. Асс. Sphagno-Rhynchosporetum albae Osvald 23 et Koch 26.

Диагностические виды: *Rhynchospora alba*.

17. Асс. Sphagno-Baeothryetum cespitosae Smagin 99.

Диагностические виды: *Baeothryon cespitosum*, *Sphagnum lindbergii*, *S. balticum*.

18. Асс. Hepatico-Baeothryetum cespitosae Smagin 2000.

Диагностические виды: *Baeothryon cespitosum*, *Cladopodiella fluitans*, *Gymnocolea inflata*.

19. Асс. Caricetum rariflorae Friez 13.

Диагностические виды: *Carex rariflora*, *Oxycoccus microcarpus*, *Sphagnum lindbergii*, *S. balticum*.

20. Асс. Sphagno-Caricetum rotundatae Smagin 99.

Диагностические виды: *Carex rotundata*, *Sphagnum lindbergii*, *S. majus*.

21. Асс. Sphagno-Eryophoretum russeolii Smagin 99.

Диагностические виды: *Eriophorum russeolum*, *Sphagnum lindbergii*, *S. majus*.

22. Асс. Sphagno-Eriophoretum polystachii Smagin 99.

Диагностические виды: *Eriophorum polystachion*, *Sphagnum lindbergii*.

Союз Caricion lasiocarpae

Сообщества ассоциаций союза имеют 1-, 3-ярусные строения. Везде есть осоковый ярус (покрытие 8—30 %), в большинстве сообществ имеется сомкнутый моховой — сфагновый, реже гипновый (*Scorpidium scorpioides*) ярус. В ряде сообществ отмечен ярус болотного разнотравья из *Menyanthes trifoliata*.

23. Асс. Menyantho-Caricetum limosae Smagin 99.

Диагностические виды: *Carex limosa*, *Menyanthes trifoliata*.

24. Асс. Menyantho-Scheuchzerietum palustris Smagin 99.

Диагностические виды: *Scheuchzeria palustris*, *Menyanthes trifoliata*, *Eriophorum polystachion*.

25. Асс. Caricetum lividae Smagin 99.

Диагностические виды: *Carex livida*, *Menyanthes trifoliata*.

26. Асс. Menyantho-Caricetum rariflorae Smagin 99.

Диагностические виды: *Carex rariflora*, *C. rostrata*, *Menyanthes trifoliata*, *Utricularia intermedia*.

27. Асс. Menyantho-Rhynchosporetum albae Smagin 99.

Диагностические виды: *Rhynchospora alba*, *Menyanthes trifoliata*, *Utricularia intermedia*.

28. Асс. Menyantho-Baeothryetum cespitosae Smagin 99.

Диагностические виды: *Baeothryon cespitosum*, *Menyanthes trifoliata*, *Eriophorum polystachion*.

29. Асс. Caricetum lasiocarpae Osvald 23.

Диагностические виды: *Carex lasiocarpa*, *C. chordorrhiza*, *Menyanthes trifoliata*.

30. Асс. Caricetum rostratae Rubel 12 ex Osvald 23 emend.

Диагностические виды: *Carex rostrata*, *Menyanthes trifoliata*.

31. Асс. Sphagno-Caricetum aquatilis Smagin 99.

Диагностические виды: *Carex aquatilis*, *Sphagnum lindbergii*, *S. angustifolium*, *S. fallax*.

32. Асс. Eriophoretum russeolii Smagin 99.

Диагностические виды: *Eriophorum russeolum*, *Menyanthes trifoliata*, *Comarum palustre*.

33. Асс. Eriophoretum polystachii Nordh. 28.

Диагностические виды: *Eriophorum polystachion*, *Menyanthes trifoliata*.

Порядок Caricetalia nigrae Nordh. 36 (диагностические виды: табл. 3, О).

Союз Caricion nigrae Koch 25

34. Асс. Caricetum nigrae Br.-Bl. 15.

Диагностические виды: *Carex nigra*.

Ассоциации, рассматриваемые вне союза, имеющие переходный характер от порядка Caricetalia davallianae к порядку Magnocaricetalia.

35. Асс. Caricetum appropinquatae (Koch 26) Soo 38.

Диагностические виды: *Carex appropinquata*.

36. Асс. Caricetum diandrae Jonas 32.

Диагностические виды: *Carex diandra*.

37. Асс. Carici rostratae-Poetum pratensis Smagin 99 et Smagin in Boc et Smagin 93.

Диагностические виды: *Poa pratensis*, *Bistorta major*, *Crepis paludosa*, *Saxifraga hirculus*.

Для болот Севера характерна специфическая растительность, в более южных регионах встречающаяся крайне редко. Отнесение ее к ранее выделенным синтаксонам затруднено ее переходным характером, она несет черты, свойственные различным классам растительности. Она рассматривается нами в рамках порядка Betulo-Tomentypnietalia, несущего переходные черты от растительности класса Scheuchzerio-Caricetea nigrae (порядка Caricetalia davallianae) к растительности класса Alnetea glutinosae. Мы ее рассматриваем в ранге самостоятельного (переходного) порядка.

Порядок Betulo-Tomentypnietalia Smagin 99 (диагностические виды: табл. 3, О; обычные для сообществ порядка Б).

Союз Betulo-Tomentypnion Smagin 99

Включает разреженные сообщества болотных сосняков и березняков богатого ключевого питания с моховым покровом из евтрофных видов гипновых и сфагновых мхов, а также кустарниково(ерниково)-сфагновые и кустарниково-гипновые сообщества болот ключевого питания (жестководных эутрофных болот, согласно Ю. Д. Цинзерлингу).

Диагностические виды: *Betula nana*, *Tomentypnum nitens*, *Pinus sylvestris*, *Bistorta major*, *Carex lasiocarpa*, *C. dioica*, *Aulacomnium palustre*.

Включает 5 ассоциаций. Подразделен на 2 подсоюза.

Подсоюз Betulo-Tomentypnenion Smagin 99

К нему относятся сообщества, занимающие центральные части ключевых жестководных болот, располагающиеся непосредственно вблизи от выхода ключевых вод, в моховом ярусе которых доминируют гипновые мхи, сфагновые мхи отсутствуют или представлены в мизерном количестве.

Диагностические виды: *Tomentypnum nitens*, *Helodium blandowii*.

Представлен 2 ассоциациями.

38. Асс. Tomentypno-Pinetum sylvestris Smagin 99 em Smagin 91.

Диагностические виды: *Pinus sylvestris*, *Tomentypnum nitens*, *Helodium blandowii*, *Paludella squarrosa*, *Carex cespitosa*, *Bistorta major*, *Betula nana*. На части (западной) ареала — *Salix rosmarinifolia*, *Betula humilis*, *Epipactis palustris*.

39. Acc. Tomentypno-Betuletum nanae Smagin 99.
Диагностические виды: *Betula nana*, *Tomentypnum nitens*, *Bistorta major*, *Saxifraga hirculus*.

Подсоюз Sphagnenion warnstorfii Smagin 99

Диагностические виды: *Sphagnum warnstorfii*, *S. angustifolium*, *Chamaedaphne calyculata*, *Comarum palustre*. Включает евтрофные и мезоевтрофные сообщества, в моховом ярусе которых доминирует *Sphagnum warnstorfii*. В его составе выделено 3 ассоциации.

40. Acc. Pino sylvestris-Sphagnetum warnstorfii Smagin 99 em Smagin 91.
Диагностические виды: *Pinus sylvestris*, *Sphagnum warnstorfii*, *Bistorta major*, *Carex lasiocarpa*, *C. dioica*, *Eriophorum latifolium*, *Aulacomnium palustre*, в западной части региона — *Epipactis palustris*.
41. Acc. Sphagno warnstorfiani-Caricetum lasiocarpae Steffen 31 em Rybnicek 74.
Диагностические виды: *Sphagnum warnstorfii*, *Carex lasiocarpa*, *C. limosa*, *Andromeda polifolia*, *Sphagnum angustifolium*.
42. Acc. Betulo pubescentis-Sphagnetum warnstorfii Smagin 99 et Smagin 91.
Диагностические виды: *Betula pubescens*, *Sphagnum warnstorfii*, *Aulacomnium palustre*, *Rubus arcticus*.

Класс Alnetea glutinosae Br.-Bl. et Tx. 43

Классических сообществ этого класса на болотах Севера нет, они характерны для болот более южных регионов. Здесь этот класс представлен специфическими сообществами, где доминантом древесного яруса является не ольха, а ель (*Picea obovata*).

Порядок Calamagrostio Piceetalia Solometch 95 (виды диагностические и преимущественно встретившиеся в сообществах порядка: табл. 3, Н).

Союз Calamagrostio langsdorfii-Betulion pubescentis Solometch et Grigorjev 92

Диагностические виды: *Picea obovata*, *Carex cespitosa*, *Filipendula ulmaria*, *Juniperus communis*, *Viola epipsila*, *Rubus arcticus*, *Caltha palustris*, *Salix jenisseensis*, *Petasites frigida*, *Naumburgia thyrsiflora*, *Galium palustre*, *Clymacium dendroides*, *Hylocomnium splendens*, *Rhytidiadelfus triquetrum*.

43. Acc. Carici cespitosae-Piceetum obovatae Smagin 99.
Диагностические виды: *Picea obovata*, *Carex cespitosa*, *Sphagnum warnstorfii*, *Filipendula ulmaria*, *Pyrola rotundifolia*, *Naumburgia thyrsiflora*, *Galium palustre*, *Calamagrostis neglecta*, *Caltha palustris*, *Viola epipsila*, *Clymacium dendroides*, *Rhytidiadelfus triquetrus*. Важным диагностическим признаком служит отсутствие видов, характерных для ассоциаций предыдущего порядка: *Tomentypnum nitens*, *Carex lasiocarpa*, *C. dioica*, *Betula nana*, *Sphagnum angustifolium*.

Класс Phragmiti-Magnocaricetea Klika in Klika et Novak 41

Порядок Magnocaricetalia Pignatti 54 (диагностические виды: табл. 3, К).
Союз Magnocaricion Koch 25.
Для сообществ ассоциаций союза характерно 1-, 2-ярусное строение, везде есть высокий (0.5—0.8 м) и сомкнутый осоковый ярус, во многих сообществах есть ярус болотного разнотравья, образуемый, чаще всего *Comarum palustre*. Для болот Севера сообщества союза не характерны.
44. Acc. Caricetum acutae Tx. 37.
Диагностические виды: *Carex acuta*.
45. Acc. Comaro-Caricetum lasiocarpae Smagin in Boc et Smagin 93.

Диагностические виды: *Carex lasiocarpa*, *Equisetum fluviatile*, *Comarum palustre*, *Naumburgia thyrsiflora*.

46. Асс. Comaro-Caricetum rostratae Smagin 99 em Smagin in Boc et Smagin 93.

Диагностические виды: *Carex rostrata*, *Comarum palustre*, *Naumburgia thyrsiflora*.

47. Асс. Equisetetum fluviatilis Matuszkiewicz 84.

Диагностические виды: *Equisetum fluviatile*, *Comarum palustre*, *Menyanthes trifoliata*, *Naumburgia thyrsiflora*.

48. Ассоциация Caricetum elatae Koch 25.

Диагностические виды: *Carex elata*.

49. Ассоциация Caricetum cespitosae Palczynski 75.

Диагностические виды: *Carex cespitosa*.

50. Ассоциация Drepanoclado exannulati-Caricetum aquatilis Nordh. 28.

Диагностические виды: *Carex aquatilis*, *Comarum palustre*, *Warnstorfia exannulatus*.

Сравнение с опубликованными материалами по растительности болот рассматриваемого региона или отдельных его частей и сопредельных территорий (Корчагин, 1940; Боч, Солоневич, 1967, 1972; Алексеева, 1974а, б, 1988; Боч, Василевич, 1980; Юрковская, 1980, 1992; Кузнецов, 1998) показывает, что все основные типы растительных сообществ болот Русского Севера нами описаны. Имеющиеся пробелы обусловлены неполным охватом территории региона, как сознательным (Карелия), так и вынужденными обстоятельствами (восток Архангельской обл. и большая часть Республики Коми), причем отразилось это главным образом на растительности аапа-болот. Не оказалось у нас описаний сообществ, относимых О. Л. Кузнецовым к асс. Sphagno warnstorfii-Molinietum caerulei, характерной для гряд Карельских аапа-болот, а также описаний растительности гряд (или оказалось в очень небольшом количестве) аапа-болот Припечорья, где доминантом мохового яруса являются *Sphagnum warnstorfii*, *S. magellanicum* и *S. papillosum*. Очень мало в нашей фитоценотеке оказалось описаний евтрофной растительности мочажин аапа-болот с *Carex diandra*, *Hamatocaulis vernicosus*, *Naumburgia thyrsiflora*, *Sphagnum squarrosum*, распространенных, по свидетельству Р. Н. Алексеевой (1974а, б), в восточной части Республики Коми. Не представлены в нашей сводке и березово-осоковые сообщества евтрофных пойменных болот (Алексеева, 1988). Согласно ее данным, большой вариабельностью видового состава и ярусной структуры характеризуются и сообщества асс. Comaro-Caricetum rostratae, представленные в нашей фитоценотеке небольшим числом описаний. Нет у нас описаний сообществ Carex appropinquata-Sphagnum warnstorfii и Carex diandra-Sphagnum warnstorfii (Корчагин, 1940). Не отражены в нашей сводке сообщества с древесным ярусом, образуемым *Betula tortuosa*, также встреченные А. А. Корчагиным и описанные нами в 1996 г. на Б. Соловецком острове. Всего нами описано 3 таких сообщества, сильно отличающихся друг от друга по видовому составу и по мере накопления материала, которые следует отнести к разным ассоциациям, географически замещающим ряд асс. Betula pubescens. В настоящий момент, имея по одному описанию, мы не сочли возможным их здесь рассматривать. Так что список приведенных ассоциаций в дальнейшем будет увеличен; видимо, их для болот Севера будет 55—60.

Благодарности

Автор выражает глубокую благодарность О. М. Афониной за ценные консультации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеева Р. Н. Болота переходной полосы между зонами аапа и бугристых болот на северо-востоке европейской части СССР // Бот. журн. 1974а. Т. 59. № 1. С. 74—81.

Алексеева Р. Н. Аапа-болота среднего течения р. Печоры // Типы болот СССР и принципы их классификации. Л., 1974б. С. 62—68.

Алексеева Р. Н. Болота Припечорья. Л., 1988. 136 с.

Боч М. С., Василевич В. И. Болота верховьев рек Печоры и Илыча (северное Предуралье) // Болота европейского Севера СССР. Петрозаводск, 1980. С. 42—75.

Боч М. С., Смагин В. А. Флора и растительность болот Северо-Запада России и принципы их охраны. СПб., 1993. 224 с.

Боч М. С., Солоневич Н. Г. Болота восточноевропейской лесотундры и их особенности // Растительность лесотундры и пути ее освоения. Л., 1967. С. 182—193.

Боч М. С., Солоневич Н. Г. Болота и заболоченные редколесья и тундры // Почвы и растительность восточноевропейской лесотундры. Л., 1972. С. 260—324.

Игнатов М. С., Афонина О. М. Список мхов территории бывшего СССР // Arctoa. М., 1992. Т. 1-2. С. 1—127.

Корчагин А. А. Растительность северной половины Печоро-Илычского заповедника // Тр. Печоро-Илычского заповедника. 1940. Т. 2. С. 5—412.

Кузнецов О. Л. Анализ флоры болот Карелии // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 2. С. 153—167.

Кузнецов О. Л. Эколого-флористическая классификация растительности болот Республики Карелия // Проблемы ботаники на рубеже XX—XXI вв. Тез. докл. II (X) съезда РБО. СПб., 1998. Т. 1. С. 271—272.

Смагин В. А. Растительность мочажин, ерсеев и олиготрофных топей болот европейского Севера России // Бот. журн. 1999а. Т. 84. № 1. С. 104—116.

Смагин В. А. Растительность мезотрофных топей, мочажин аапа-болот, ерсеев бугристых болот севера Европейской России // Бот. журн. 1999б. Т. 84. № 7. С. 80—96.

Смагин В. А. Растительность евтрофных болот севера Европейской России // Бот. журн. 1999в. Т. 84. № 10. С. 75—86.

Смагин В. А. Ассоциации лесных болот класса Vaccinietea uliginosi на севере Европейской России // Бот. журн. 2000а. Т. 85. № 3. С. 83—94.

Смагин В. А. Растительность низинных осоковых болот севера Европейской России (в пределах таежной зоны) // Бот. журн. 2000б. Т. 85. № 4. С. 104—115.

Смагин В. А. О ряде растительных ассоциаций болот северной тайги // Бот. журн. 2000в. Т. 85. № 10. С. 61—74.

Флора северо-востока европейской части СССР / Под ред. А. И. Толмачева. Т. 1—4. 1974—1977.

Юрковская Т. К. Растительность и стратиграфия типов верховых и аапа-болот северо-востока европейской части СССР // Болота европейского Севера СССР. Петрозаводск, 1980. С. 18—42.

Юрковская Т. К. География и картография растительности болот Европейской России и сопредельных территорий. СПб., 1992. 255 с.

Ботаннческий институт РАН
им. В. Л. Комарова
Санкт-Петербург

Получено 22 II 2000

SUMMARY

This article closed the range of publications which devoted to problems classification of mires vegetation of the Russian North. It include short observe of floristic composition of the mires vegetation on the north part of taiga region European Russia. There are 260 species of vascular plants, 84 mosses, 16 hepatics and lichens in composition approximately 1000 communities which was described by us. The most part of species are circumpolar and boreal. This article are consist the total syntaxon table and short prodromus of mires vegetation. The communities of mires vegetation belong to 5 classes, 7 orders, 11 alliance and 50 associations.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.264.12 : 576.31

© Т. В. Седова

СРАВНИТЕЛЬНО-ЦИТОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ОДНОКЛЕТОЧНЫХ ЗЕЛЕНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ. XII. НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ МИТОЗА ВИДОВ *CHLAMYDOMONAS* ГРУППЫ *CHLAMYDELLA* (*CHLAMYDOMONADALES*, *CHLOROPHYTA*)

T. V. SEDOVA. COMPARATIVE CYTOLOGICAL INVESTIGATION OF UNICELLULAR GREEN ALGAE. XII. SOME PECULIARITIES OF MITOSIS IN *CHLAMYDOMONAS* FROM THE GROUP *CHLAMYDELLA* (*CHLAMYDOMONADALES, CHLOROPHYTA*)

Неделящиеся ядра *Chlamydomonas* группы *Chlamydella* при различиях в форме и размерах имеют сходный сложный хромоцентрический тип организации. Однотипность митоза проявляется в поведении ядрышка и конденсации хроматина, появлении характерной светлой зоны, в которой располагаются мелкие хромосомы, продолжительности сохранения межзональных нитей веретена, характере миграции сестринских ядер. Особенности касаются некоторых деталей митоза, а именно своеобразия спирализации хромосом в профазе, формы и степени дифференциации веретена. Кариотипы *Chlamydomonas noctigama* var. *noctigama* (n = 8), *C. noctigama* var. *ellipsoidea* (n = 11), *C. elliptica* var. *brittanica* (n = 7—8), *C. peterfii* (n = 9) различаются не только по числу хромосом, но и по их форме, размерам и расположению в пластинке, причем эти различия обнаружены как на видовом, так и на внутривидовом уровне.

Ключевые слова: *Chlamydomonas*, ядро, митоз, кариотип.

Группа *Chlamydella* сравнительно крупная среди 9 групп, на которые подразделяется род *Chlamydomonas*. Она объединяет 81 вид с чашевидным хлоропластом, вторично модифицированным за счет образования борозд, перфораций, лопастей, латеральным пиреноидом и ядром, лежащим в вырезке хлоропласта ниже или выше пиреноида (Ettl, 1983). К настоящему времени кариологически изучено только 3 вида из этой группы, а именно *Chlamydomonas monadina* Stein (Dangeard, 1898), *C. moewusii* Gerloff (Hartmann, 1934; Moewus, 1940; Schaechter, DeLamater, 1955; Buffaloe, 1958) и *C. sphagnophicola* Pascher var. *dysosmos* Ettl (=*C. dysosmos* Moewus), (Schaechter, DeLamater, 1954, 1955), причем P. Dangeard (1898) первым рассматривает *Chlamydomonas* в качестве объекта кариологического исследования.

Настоящая статья в серии работ, посвященных кариологическому изучению видов из различных групп *Chlamydomonas*, ставит своей задачей дать подробное описание митоза и кариотипа, а также их особенностей у *C. noctigama* var. *noctigama*, *C. noctigama* var. *ellipsoidea*, *C. elliptica* var. *brittanica* и *C. peterfii*.

Материал и методика

Объектами исследования стали штаммы 35—72 *C. noctigama* Korschikoff var. *noctigama*, штаммы 36—72 *C. noctigama* var. *ellipsoidea* Ettl, штаммы 64—72 и 65—72 *C. elliptica* var. *brittanica* Fritsch et John, штаммы 38—72 *C. peterfii* Gerloff. Все штаммы из коллекции Геттингенского ун-та любезно предоставлены Dr. U. Schlösser.

Детали выращивания *Chlamydomonas* (на агаризованной среде М 12), подготовки к фиксации (относительная синхронизация ядерных делений регулированием светового режима), фиксация и окраска (для светового микроскопа хром-уксусная смесь

в соотношении 100 : 1 и гематоксилин Гарриса, для электронного — глутаровый альдегид на жидкой среде М 12 и осмиевая кислота) изложены ранее (Седова, 1998а).

Неделящиеся ядра исследовались в световом и электронном микроскопах, митоз — в световом микроскопе с апохроматическим объективом масляной иммерсии ×90 (ап. 1.3) и зеленым фильтром, подсчет числа хромосом производился с оранжевым фильтром. Фиксация обоих штаммов *C. elliptica* var. *brittanica* не совпала с пиком митоза, профазы и метафазы встречались крайне редко, а анафазы и телофазы отсутствовали, поэтому полученные результаты носят предварительный характер и не иллюстрируются.

Результаты исследования и их обсуждение

Округлые ядра диам. 5.0—6.0 мкм *C. noctigama* var. *noctigama* и неправильно-округлые диам. около 4.5 мкм у *C. noctigama* var. *ellipsoidea* располагаются более или менее в центре клетки над пиреноидом или на одном с ним уровне в отличие от широкоовальных более мелких (около 2.0—2.5 мкм) у *C. peterfii* и почти круглых, иногда неправильно яйцевидных (2.5—3.5 мкм в поперечнике) ядер у *C. elliptica* var. *brittanica*, которые лежат в передней части клетки около базальных тел над пиреноидом. Единственное плотное ядрышко занимает центральное положение или несколько смещается к периферии ядра (рис. 1, *1*; 2, *1*; 3, *1*). В ядрах *C. noctigama* var. *noctigama* около ядрышка нередко обнаруживается очень характерная интенсивно окрашивающаяся структура, похожая по локализации, морфологии и поведению во время митоза на околоядрышко, или «боковое тело» (Nebenkörper) ядрышка у спирогиры (Седова, 1990).

Ультраструктурное исследование неделящихся ядер показывает, что они, согласно разработанной нами классификации (Седова, 1989), имеют сложный хромоцентрический тип организации. В таких ядрах конденсированный хроматин частично рассеивается по всей нуклеоплазме в виде глыбок разного размера, а частично концентрируется около ядерной оболочки и на срезах имеет вид ободка.

При переходе к делению ядро в одних случаях (*C. peterfii*, *C. elliptica* var. *brittanica*) сохраняет свое первоначальное положение на переднем конце клетки, в других — перемещается к одной из латеральных стенок и ближе к переднему концу клетки (*C. noctigama* var. *noctigama*) или на передний конец (*C. noctigama* var. *ellipsoidea*), причем у *C. peterfii* в это время происходит преобразование формы клетки сначала в округлую, а затем, так же как и у *C. noctigama* var. *ellipsoidea*, в характерную бобовидную с ядром у вогнутой стенки. У *C. noctigama* var. *noctigama* перестает различаться структура, похожая на околоядрышко. Профаза (рис. 1, *2—10*; 2, *2—8*; 3, *2—4*) сопровождается типичными для этой стадии митоза преобразованиями: ядро увеличивается в размерах и изменяет форму, происходит конденсация хроматина, ядрышко постепенно теряет способность окрашиваться и в конце концов исчезает. В поздней профазе появляется характерная светлая зона, которая у *C. noctigama* var. *ellipsoidea* заполняется слабо окрашивающимся веществом и в которой у *C. noctigama* var. *noctigama* и *C. noctigama* var. *ellipsoidea* скапливаются хромосомы в виде клубка (рис. 1, *11*, *12*; 2, *9*). В конце профазы (рис. 1, *13*; 2, *10*) хромосомы в течение непродолжительного времени частично теряют способность окрашиваться (стадия бледных хромосом). У *C. peterfii* и *C. elliptica* var. *brittanica* светлая зона со скоплением хромосом в виде клубка встречается крайне редко, а стадия бледных хромосом не обнаружена.

В метафазе (рис. 1, *14*; 2, *11*, *12*; 3, *5*) четкие, мелкие точкообразные и короткие палочковидные хромосомы (у *C. noctigama* var. *noctigama* n = 8, *C. noctigama* var. *ellipsoidea* n = 11, *C. elliptica* var. *brittanica* n = 7, 8, *C. peterfii* n = 9) образуют экваториальную пластинку и располагаются в светлой зоне, которая у *C. noctigama* var. *ellipsoidea* и *C. peterfii* заполняется слабо окрашивающимся веществом. Кариотипы исследованных водорослей отличаются друг от друга не только по числу и

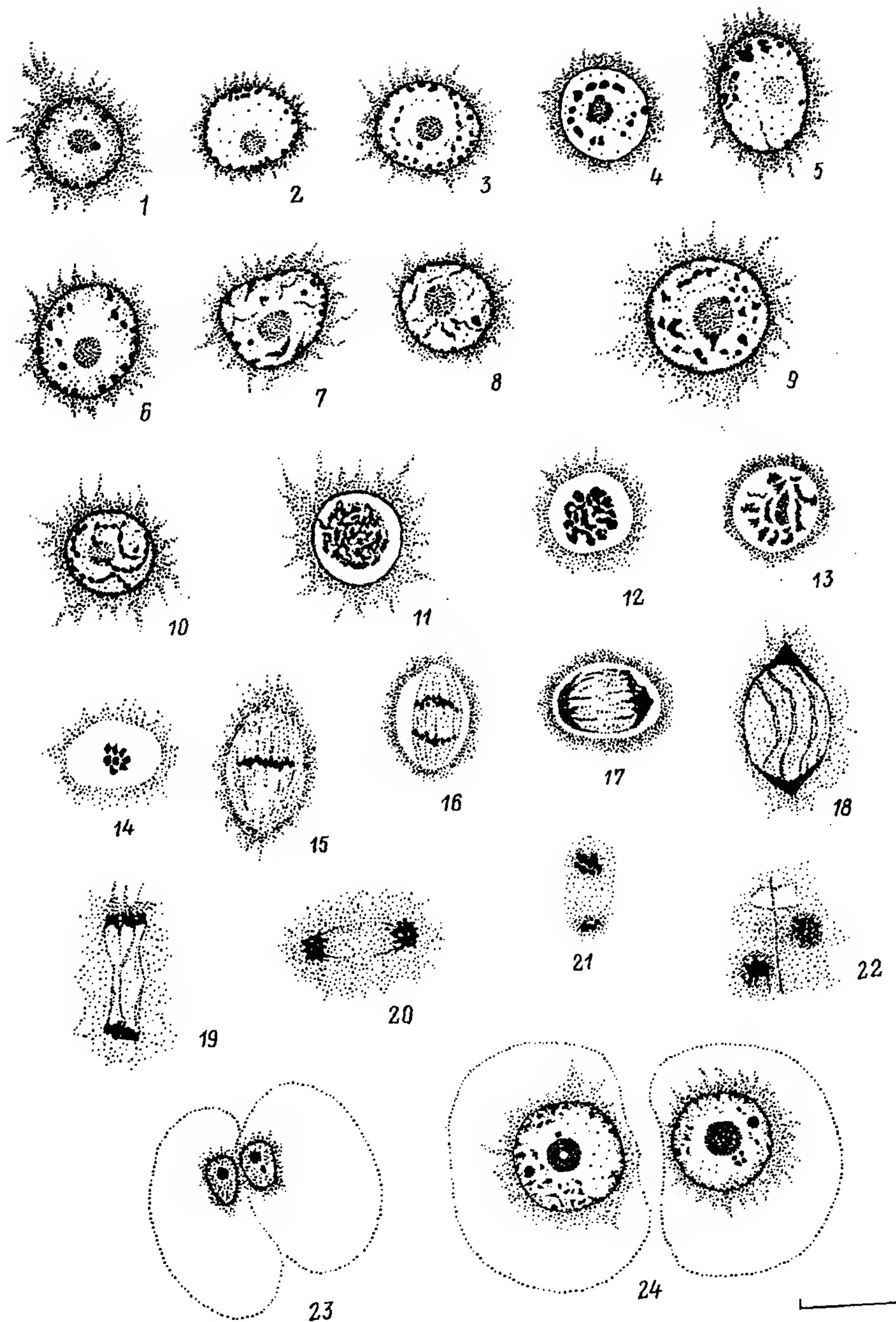


Рис. 1. Митоз *Chlamydomonas noctigama* var. *noctigama*.
Объяснения в тексте. Масштабная линейка — 0.01 мм.

Рис. 2. Митоз *Chlamydomonas noctigama* var. *ellipsoidea*.
Объяснения в тексте. Масштабная линейка — 0.01 мм.

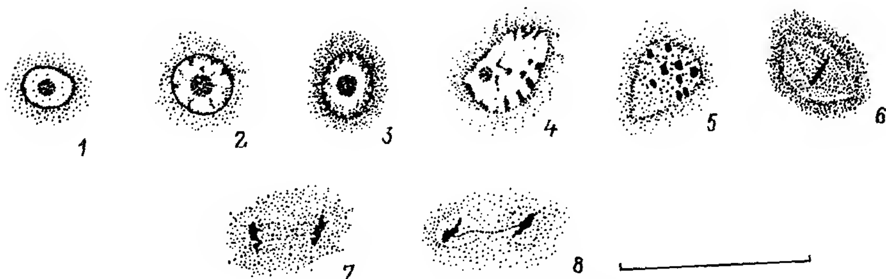


Рис. 3. Митоз *Chlamydomonas peterfii*.
Объяснения в тексте. Масштабная линейка — 0.01 мм.

размерам хромосом, но и по их расположению в пластинке (у *C. noctigama* var. *noctigama* — компактно в центре, у *C. noctigama* var. *ellipsoidea*, *C. elliptica* var. *brittanica* и *C. peterfii* — беспорядочно по всей пластинке). Веретено (рис. 1, *15*; 2, *13*; 3, *6*) широкое с округлыми полюсами (*C. noctigama* var. *noctigama* и *C. noctigama* var. *ellipsoidea*) или узкое конусовидное (*C. peterfii*). Центриолеподобных образований на полюсах веретена не обнаружено. Длинная ось, прижатого к латеральной клеточной стенке веретена *C. noctigama* var. *noctigama*, располагается параллельно длинной оси клетки. У *C. noctigama* var. *ellipsoidea* (рис. 2, *14—16*) и *C. peterfii*, подобно *C. monadina* (Dangeard, 1898), длинные оси веретена и клетки ориентируются параллельно, наклонно или перпендикулярно по отношению друг к другу.

Анафаза (рис. 1, *16—20*; 2, *17—20*; 3, *7*, *8*) сопровождается расхождением хромосом к полюсам веретена и появлением межзональных нитей веретена. У *C. peterfii* анафаза попадалась крайне редко и в деталях не изучена. По мере приближения к полюсам хромосомы располагаются все более компактно. В отличие от *C. noctigama* var. *noctigama* и *C. noctigama* var. *ellipsoidea* межзональные нити веретена *C. peterfii* дифференцированы очень слабо. У *C. noctigama* var. *noctigama* в анафазе межзональная область веретена постепенно преобразуется. В начале, кроме дугообразных периферических нитей между ними, различаются немногочисленные характерные слабо волнистые нитеподобные структуры (рис. 1, *18*, *19*), а к концу этой стадии сохраняются только периферические (рис. 1, *20*). Хромосомы *C. noctigama* var. *ellipsoidea* иногда начинают расходиться с разной скоростью, но полюсов веретена достигают более или менее одновременно. При завершении анафазы намечаются контуры плотной нитеподобной соединительной структуры (рис. 2, *19*, *20*). В типичном своем виде она представлена у *C. peterfii* (рис. 3, *8*).

Вступление в телофазу сопровождается исчезновением межзональных нитей веретена и формированием сестринских ядер, которые постепенно сближаются (рис. 1, *21*, *22*; 2, *21*, *22*). В некоторых клетках между вновь возникающими ядрами намечается появление клеточной перегородки.

К концу цитокинеза ядра приобретают четкие контуры, характерную организацию и обычно располагаются около клеточной перегородки друг напротив друга (рис. 1, *23*; 2, *23*). Затем они вступают в период интенсивного роста и достигают исходных, предшествующих делению размеров. В каждом из сестринских ядер снова появляется структура, похожая на околоядрышко, причем симметрично по отношению друг к другу (рис. 1, *24*). У *C. peterfii* сравнительно часто встречаются 2-ядерные клетки.

Пиреноид во время митоза постепенно исчезает и вновь появляется только в сестринских клетках. У *C. elliptica* var. *brittanica* наряду с исчезновением пиреноида наблюдалось и его деление, которое происходит рано в профазе. Этим объясняется присутствие в препаратах клеток с двумя пиреноидами.

Анализируя результаты кариологического исследования водорослей разных видов, входящих в состав группы *Chlamydella*, можно заключить, что их ядра имеют сходную организацию, которая представляет собой одну из модификаций сложного хромоцентрического типа. Ее отличает большое количество хромоцентроподобных тел и почти сплошной, узкий хроматиновый ободок. Ультраструктурные исследования ядер не позволили уточнить природу образования, напоминающего околоядрышко спирогиры. Не исключено, что оно представляет собой гетерохромосому или ее сегмент.

Своеобразие митоза обусловлено некоторыми особенностями его деталей. В частности, при переходе к делению ядро независимо от первоначального положения располагается на апикальном конце. На это следует обратить внимание, поскольку при разработке одной из последних систем рода *Chlamydomonas* (Ettl, 1983) важная роль отводится такому критерию, как локализация ядра в клетке. Значимость этого признака несомненна, но с обязательным указанием конкретной фазы жизненного цикла. Изменение положения ядра, предшествующее делению, отмечалось у *C. moewusii* (Buffaloe, 1958), а впервые это явление выявлено у *C. nasuta* (Kater, 1929).

Подобного рода факты редко упоминаются в литературе, поскольку они, по-видимому, ускользают от внимания исследователей. В настоящее время доказана способность различных органелл, в том числе и ядра, перемещаться по клетке и выдвигаются гипотезы относительно механизма этого процесса с участием ее микротрубочковых систем (Васильев, 1996). Ранее широко принятое предположение о возможности поворота протопласта на 90° и вызванное тем самым изменение положения клеточных структур сейчас выглядит мало состоятельным.

Отмеченное в этот период у *C. noctigama* var. *ellipsoidea* и *C. peterfii* преобразование формы клеток в характерную бобовидную закономерно и для некоторых видов из других групп *Chlamydomonas*, например наблюдалось нами (Седова, 2000, 2001) у *C. agloëformis* (группа *Pseudagloë*), *C. oblonga* (группа *Chlorogoniella*), и не является специфической чертой каждой из перечисленных групп в отдельности.

Поздняя профаза сопровождается образованием своеобразной светлой зоны (иногда со слабо окрашивающимся веществом) и скоплением хромосом в виде клубка. Объяснение такому поведению хромосом пока не найдено, но несомненно оно распространено у одноклеточных зеленых водорослей достаточно широко (Седова, 1969, 1998б). У *C. noctigama* var. *noctigama* и *C. noctigama* var. *ellipsoidea* весьма специфичен завершающий этап профазы, так называемая стадия бледных хромосом. Это состояние напоминает диффузную стадию мейоза, во время которой концентрация ДНК становится такой низкой, что происходит ослабление окрашиваемости хромосом. В большом по объему материале перед и во время фиксации не выявлено признаков подготовки или самого полового процесса (появление очень характерных копулирующих клеток или зигот). Хотя при высоком проценте профаз на стадии бледных хромосом, предшествующий мейозу половой процесс должен был протекать столь же интенсивно и не мог бы остаться незамеченным. Поздняя профаза у *C. peterfii* очень непродолжительна, поэтому отдельные ее этапы встречаются в препаратах крайне редко (светлая зона, состояние клубка) или вовсе не встречаются (стадия бледных хромосом).

О сохранении четкой границы между нуклео- и цитоплазмой и появлении светлой зоны в поздней профазе в литературе упоминается неоднократно. Впервые это описано у *C. monadina* (Dangeard, 1898) и отмечено также у *C. moewusii* (Schaechter, DeLamater, 1955; Buffaloe, 1958). Ультраструктурное изучение *C. moewusii* (Triemer, Brown, 1974) показало, что ядерная оболочка остается интактной на протяжении всего митоза. После сбрасывания жгутиков базальные тела перемещаются к ядру и превращаются в центриоли. В месте их локализации ядерная оболочка образует вырост, который часто окружается особой, свободной от рибосом зоной. Затем центриоли расходятся в противоположные стороны и плотно прилегают к ядерной оболочке. Они располагаются не на полюсах веретена, а латерально по отношению к ним. От центриолей расходятся микротрубочки. В отличие от *C. reinhardtii* (Johnson, Porter, 1968) они направляются не в ядро, а тангенциально его поверхности. Таким образом, четкая граница между цитоплазмой и нуклеоплазмой и светлая зона, которые выявляются при изучении цитологических препаратов, могут косвенно свидетельствовать о сохранении ядерной оболочки на протяжении всего митоза, что позволяет отнести его к закрытому типу (Седова, 1995).

Метафаза у представителей группы *Chlamydella* различается по морфологии метафазных пластинок. У *C. noctigama* var. *ellipsoidea* и *C. peterfii* они заполняются слабо окрашивающимся веществом. У *C. noctigama* var. *noctigama* таковое отсутствует и хромосомы компактно располагаются в центре пластинки. Наоборот, у *C. moewusii* (Buffaloe, 1958) хромосомы лежат кольцом на периферии пластинки. В остальных случаях, подобно *C. monadina* (Dangeard, 1898), хромосомы рассеяны беспорядочно по всему ее пространству. Кариотипы одних видов (*C. noctigama* var. *noctigama*, *C. noctigama* var. *ellipsoidea*, *C. monadina*, *C. moewusii*) состоят из одинаковых по форме точкообразных хромосом, других (*C. peterfii*, *C. elliptica* var. *brittanica*) — мелких палочковидных. У *C. noctigama* var. *ellipsoidea* хромосомы различаются по размерам. Внутри группы велик разброс хромосомных чисел (см.

Список хромосомных чисел у видов группы *Chlamydella*

Название таксона	Число хромосом (n)	Авторы
C. elliptica Korschikoff var. *brittanica* Fritsch et John	7—8	Седова*
C. moewusii Gerloff (*C. eugametos* Moewus)	8, 16, 32, 64	Buffaloe, 1958
	10	Hartmann (in: Akins, 1941; Moewus, 1940)
	36 ± 2	Schaechter, DeLamater, 1955
C. monadina Stein	~ 30	Dangeard, 1898
C. noctigama Korschikoff var. *noctigama*	8	Седова*
C. noctigama var. *ellipsoidea* Ettl	11	»
C. peterfii Gerloff	9	»
C. sphagnophilla Pascher var. *dysosmos* Ettl (*C. dysosmos* Moewus)	16 ± 1	Schaechter, DeLamater, 1954, 1955

Примечание. * — данные публикуются впервые.

таблицу), причем не только между видами, но и внутри одного вида. Объем исследованного материала пока явно недостаточен для детального анализа.

Расхождение в подсчете числа хромосом для одного и того же вида могло быть вызвано чисто техническими причинами (сложностями в идентификации морфологически слабо различимых хромосом, их чрезвычайно мелкими размерами и компактным расположением). Не всегда учитывалось своеобразие митоза *Chlamydomonas* как таксономической группы в целом, связанное со сравнительно ранним (в метафазе) и часто асинхронным разъединением хроматид. Широко применяемая в цитологической практике техника раздавливания клеток также могла вызвать подобное разъединение. Подсчет таких хроматид, ошибочно принятых за хромосомы, неизбежно ведет к завышению хромосомного числа. Именно этим объясняются (Buffaloe, 1958) необычно высокие числа хромосом у *C. reinhardtii* (Schaechter, DeLamater, 1955). Наконец, нельзя недооценивать влияние условий культивирования, в частности, интенсивности освещения, которое стимулирует появление полиплоидов. Например, у *C. moewusii* (Buffaloe, 1958) наряду с гаплоидными были обнаружены диплоидные, тетраплоидные и октаплоидные индивиды. Следует отметить, что возникновение генетически стабильных спонтанных полиплоидов — явление весьма распространенное при выращивании водорослей в лабораторных условиях.

Разнообразие метафазы дополняет морфология веретена. Наряду с широко-овальным веретеном *C. noctigama* var. *noctigama* и *C. noctigama* var. *ellipsoidea* выявлено бочонкообразное с усеченными полюсами у *C. moewusii* (Buffaloe, 1958), а также широкое у *C. monadina* (Dangeard, 1898) или узкое (*C. peterfii*) конусовидное. Они отличаются и по степени своей дифференциации. В одних случаях (*C. noctigama* var. *ellipsoidea, C. monadina*) появляется четкое веретено, в других (*C. noctigama* var. *noctigama*, *C. peterfii*, *C. moewusii*) оно слабо дифференцировано.

Своеобразие анафазы во многом определяется морфологией межзональной области веретена. В частности, у *C. noctigama* var. *noctigama* появляются характерные утолщенные волокна. Уплотненные периферические волокна в этой слабо дифференцированной области наблюдались к концу анафазы и у других видов хламидомонад, например у *C. oblonga* (группа *Chlorogoniella*) (Седова, 2001), *C. yellowstonensis* (группа *Sphaerella*) (Седова, 1998а), *C. radiata* (группа *Agloë*) (Седова, 1999), *C. aculeata* (группа *Amphichloris*) (Седова, 1998в). Характерной особенностью поздней анафазы *C. peterfii* следует признать появление между расходящимися в противоположные стороны группами сестринских хромосом очень специфической нитеподобной соединительной структуры (рис. 3, *8*). Такого рода образование обнаружено у исследованных нами видов из группы *Amphichloris* и *Chlorogoniella*. Ранее выдвига-

лись различные предположения относительно его происхождения (Седова, 1972, 1998в). Последующие более детальные исследования межзональной области веретена *C. noctigama* var. *ellipsoidea*, возможно, позволят внести ясность в этот вопрос.

Для телофазы исследованных представителей группы *Chlamydella* присуще сравнительно раннее исчезновение межзональных нитей веретена и сближение ядер, которые лежат на одном уровне друг против друга. Появление 2-ядерных клеток у *C. peterfii* объясняется задержкой цитокинеза, отмечено также в группах *Pseudagloë* (*C. agloëformis*) и *Chlorogoniella* (*C. oblonga*).

Кратко можно резюмировать, что исследованные представители группы *Chlamydella* обнаруживают как черты кариологического сходства, так и различия не только между собой, но и с видами из других групп *Chlamydomonas*.

Кариологические различия существуют и на внутривидовом уровне. У *C. noctigama* var. *noctigama* и *C. noctigama* var. *ellipsoidea* это касается прежде всего их кариотипов (положение хромосом в пластинке, их число и размеры). В частности, кариотип *C. noctigama* var. *noctigama* состоит из 2 крупных и 6 средних хромосом, а *C. noctigama* var. *ellipsoidea* — из 5 крупных, 4 средних и 2 мелких, причем размеры средних хромосом более или менее совпадают, а крупных — заметно различаются. Если к этому добавить другие детали, например форму и размеры неделящихся и профазных ядер, степень дифференциации метафазного веретена, то налицо явные кариологические различия между видом и одной из его разновидностей. Этот вывод противоречит заключению О. Н. Болдиной (1990), которая исследовала ультраструктурную организацию водорослей этих же штаммов и констатировала их полную идентичность.

Весьма фрагментарные данные из литературных источников, касающиеся 3 других видов *Chlamydomonas* группы *Chlamydella* подтверждают наши наблюдения и в некоторой степени дополняют их.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Болдина О. Н. Ультраструктура некоторых видов *Chlamydomonas* в культуре: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1990.

Васильев А. Е. Цитоскелет водорослей // Цитология. 1996. Т. 38. № 11. С. 1129—1144.

Седова Т. В. Сравнительно-цитологическое изучение одноклеточных зеленых водорослей. I, II, VI, VII, VIII // Бот. журн. 1969. Т. 54. № 12. С. 1997—2001; 1972. Т. 57. № 2. С. 69—74; 1998а. Т. 83. № 1. С. 50—53; 1998б. Т. 83. № 8. С. 43—46; 1998в. Т. 83. № 10. С. 32—35.

Седова Т. В. Классификация ядер водорослей и их основные структурные типы у *Chlorococcum* (*Chlorophyta*) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 11. С. 1594—1597.

Седова Т. В. Морфологические особенности ядер *Spirogyra*, *Mougeotia* и *Sirogonium* // Нов. сист. низш. раст. 1990. Т. 27. С. 21—34.

Седова Т. В. Типы митоза и закономерности их распределения в различных отделах водорослей // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 1. С. 33—41.

Седова Т. В. Сравнительно-цитологическое изучение одноклеточных зеленых водорослей. IX. Некоторые особенности митоза *Chlamydomonas* группы *Agloë* (*Chlamydomonadales*, *Chlorophyta*) // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 10. С. 60—63.

Седова Т. В. Сравнительно-цитологическое изучение одноклеточных зеленых водорослей. X. Некоторые особенности митоза *Chlamydomonas* группы *Pseudagloë* (*Chlamydomonadales*, *Chlorophyta*) // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 1. С. 68—71.

Седова Т. В. Сравнительно-цитологическое изучение одноклеточных зеленых водорослей. XI. Некоторые особенности митоза *Chlamydomonas* группы *Chlorogoniella* (*Chlamydomonadales*, *Chlorophyta*) // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 1. С. 84—88.

Akins V. A cytological study of *Carteria crucifera* // Bull. Torrey Club. 1941. Vol. 68. N 7. P. 429—445.

Buffaloe N. A comparative cytological study of four species of *Chlamydomonas* // Bull. Torrey Bot. Club. 1958. Vol. 85. N 3. P. 157—178.

Dangeard P. Mémoire sur les chlamydomonadinées ou l'histoire d'une cellule // Botaniste. 1898. T. 6. P. 65—290.

Ettl H. Chlorophyta. I // Süsswasserflora von Mitteleuropa. 1983. Bd 9. 807 S.

Hartmann M. Beiträge zur Sexualitätstheorie mit besonderer Berückschtigung neuer Ergebnisse von Fr. Moewus // Sitz.-Ber. Preuss. Akad. Wiss. Phys.-Math. Kl. 1934. Bd 20. S. 379—400.

Johnson U. G., Porter K. R. Fine structure of cell division in *Chlamydomonas reinhardtii.* Basal bodies and microtubules // J. Cell Biol. 1968. Vol. 38. N 2. P. 403—425.
Kater J. Morphology and division of *Chlamydomonas* with reference to the phylogeny of the flagellate neuromotor system // Univ. California Publ. Zool. 1929. Vol. 33. N 7. P. 125—168.
Moewus F. Die Analyse von 42 erblichen Eigenschaften der *Chlamydomonas eugametos* Gruppe. I, II, III // Zeit. Ind. Abst. Vererb. 1940. Bd 78. S. 418—522.
Schaechter M., DeLamater E. Studies on mitosis and meiosis in *Chlamydomonas* // Trans. N. Y. Acad. Sci. 1954. Ser. II. Vol. 16. N 7. P. 371—372.
Schaechter M., DeLamater E. Mitosis in *Chlamydomonas* // Amer. J. Bot. 1955. Vol. 42. N 5. P. 417—422.
Triemer R. E., Brown R. M., jr. Cell division in *Chlamydomonas moewusii* // J. Phycol. 1974. Vol. 10. N 4. P. 419—433.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 26 X 1999

SUMMARY

The species *Chlamidomonas* from the group *Chlamydella* were studied by means of light and electron microscopy. Non dividing roundish, irregularly, roundish, widely oval nuclei 2—6 μm in diameter have a complex chromocenter type of organization (a numerous chromocenter-like bodies scattered anywhere in nucleoplasm and a continious narrow chromatin ring along the nuclear envelope). The mitosis follows the normal pattern although there are certain peculiarities in the details, namely in the late prophase the occurrence of a distinctive light unstainable (clear) zone along with faintly staining substance and the concentration chromosomes in the form of clew as well as specific chromosome spiralization (the so-called of the white chromosomes) in *C. noctigama* var. *noctigama* and *C. noctigama* var. *ellipsoidea*: in metaphase the form and level of spindle differentiation: in anaphase the compact string-like connective structure. Karyotypes of *C. noctigama* (n = 8), *C. noctigama* var. *ellipsoidea* (n = 11), *C. elliptica* var. *brittanica* (n = 7, 8), *C. perfii* (n = 9) differ not only in chromosome number but also in their form (dot-like or short rod-like), size and the localisation in the plate. These differences were found both on the species level and within one species. During the mitosis the pyrenoid disappears.

УДК 581.821 + 582.893.2 (571.6)

Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 6

© Е. В. Даровских, П. Г. Горовой

ЭПИДЕРМАЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ ВИДОВ *BUPLEURUM (UMBELLIFERAE)*

E. V. DAROVSKICH, P. G. GOROVOY. EPIDERMAL ANALYSIS OF THE GENUS *BUPLEURUM (UMBELLIFERAE)* SPECIES FROM THE FAR EAST

Изучена эпидерма листьев 9 восточноазиатских представителей рода *Bupleurum*. Листья *B. longiradiatum* и *B. sachalinense* гипостоматные, у остальных видов — амфистоматные. В большинстве случаев на одном листе встречаются 2—3 стоматотипа, однако преобладают аномоцитные и гемипарапитные устьица. Виды различаются по соотношению типов устьиц, форме эпидермальных клеток, их размерам и очертаниям. Стоматографические данные указывают на родственные связи *B. euphorbioides* и *B. multinerve*.
Ключевые слова: Дальний Восток, *Bupleurum*, стоматография, эпилерма, тип устьиц.

В настоящее время в систематике значительное внимание уделяется анализу эпидермы и стоматографических признаков листа (Штромберг, 1956; Stace, 1965; Мирославов, 1974; Анели, 1975). Морфология эпидермы и устьичного аппарата *Bupleurum* описана в основном для дикорастущих видов Европы (Cauwet-Marc et al., 1978; Guyot, 1978; Остроумова, 1987). У большинства володушек флоры России стоматографические признаки не изучены и не использовались в таксономических ревизиях рода последних лет. Именно по этой причине целью нашей работы было изучение структуры эпидермы листа дальневосточных видов *Bupleurum* L. для уточнения таксономии рода.

При исследовании эпидермы листа использовался гербарий лаборатории хемотаксономии растений Тихоокеанского ин-та биоорганической химии ДВО РАН, а также гербарный материал и свежие образцы листьев некоторых видов (*B. longiradiatum*, *B. komarovianum*, *B. scorzonerifolium*), собранные нами в экспедиционных поездках в течение 1995—1999 гг. в южной части Приморского края. Была изучена эпидерма листьев 9 видов *Bupleurum* из следующих местообитаний: *B. longiradiatum* Turcz. (Амурская обл., пос. Климоуцы; Приморский край, с. Бельцово, с. Нежино, с. Раздольное); *B. sachalinense* Fr. Schmidt (о. Сахалин, пос. Заозерное, пос. Синегорск, с. Платоново; о. Кунашир, пос. Серноводск, пос. Третьяковка); *B. euphorbioides* Nakai (Приморский край, гора Облачная); *B. triradiatum* Adams ex Hoffm. (Магаданская обл., г. Анадырь, с. Большая Чайбуха; Амурская обл., гора Бекельдеуль); *B. americanum* Coult. et Rose (Магаданская обл., п-ов Чукотка, долина р. Амгуэмы); *B. atargense* Gorovoi (Магаданская обл., пос. Атарган); *B. scorzonerifolium* Willd. (Читинская обл., г. Нерчинск; Приморский край, пос. Раздольное, с. Никольское; Амурская обл., пос. Чагоян); *B. komarovianum* Lincz. (Приморский край, г. Дальнегорск, пос. Раздольное, с. Покровка, с. Дворянка, заповедник «Кедровая Падь»); *B. sibiricum* Vest (Амурская обл., долина р. Тыгды, с. Лапри, с. Игнашино).

Для изучения использовали вполне развитые листовые пластинки прикорневых и стеблевых листьев (Остроумова, 1987). Сравнительно-морфологическое исследование устьичного аппарата и эпидермальных клеток проводилось методом слепков с использованием свежего растительного материала (Прозина, 1960; Анели, Анели, 1988) и мацерационным методом с использованием смеси Шульце. Метод мацерации особенно эффективен при изготовлении эпидермальных препаратов листьев растений, хранящихся в гербарии (Свешникова, 1966).

Изучение препаратов проводилось с помощью микроскопа Amplival, пробы эпидермы зарисовывались при увеличении 10×16 с использованием рисовального аппарата РА-7. Измерения (длина и ширина эпидермальных клеток и устьиц) проводились в 30—50-кратной повторности в двух взаимно перпендикулярных направлениях с помощью линейки окуляр-микрометра К7× с подсчетом средней величины.

При описании эпидермы особое внимание уделялось очертаниям антиклинальных стенок эпидермальных клеток, наличию устьиц, характеру их распределения на различных участках листовой поверхности и определялись типы устьичных аппаратов. Мы пользовались морфологической классификацией типов устьиц М. А. Барановой (1985, 1990; Baranova, 1992) и классификацией эпидермальных тканей, предложенной С. Ф. Захаревичем (1954).

У всех исследованных видов над крупными жилками располагаются клетки эпидермы удлиненной формы с прямыми антиклинальными стенками, устьиц нет. По краю листа клетки более мелкие, часто многоугольной формы с утолщенными стенками. На остальной поверхности эпидермы клетки более широкие, устьица располагаются равномерно по всей листовой пластинке, определенной ориентации не наблюдается. Видовые особенности проявляются (в основном) в очертании эпидермальных клеток, их форме, типе устьичного аппарата.

Далее приведены описания эпидермы всех известных для российского Дальнего Востока видов рода *Bupleurum*.

Секция *Bupleurum*

Подсекция *Archaeopleurum* Lincz.

Bupleurum longiradiatum Turcz. (рис. 1, *1*)

Лист гипостоматный. Эпидермальные клетки нижней стороны листа распластанной, вытянутой формы с извилистыми и округло-извилистыми стенками (89.5×41.6 мкм). Углы в смежных границах клеток закругленные и заостренные.

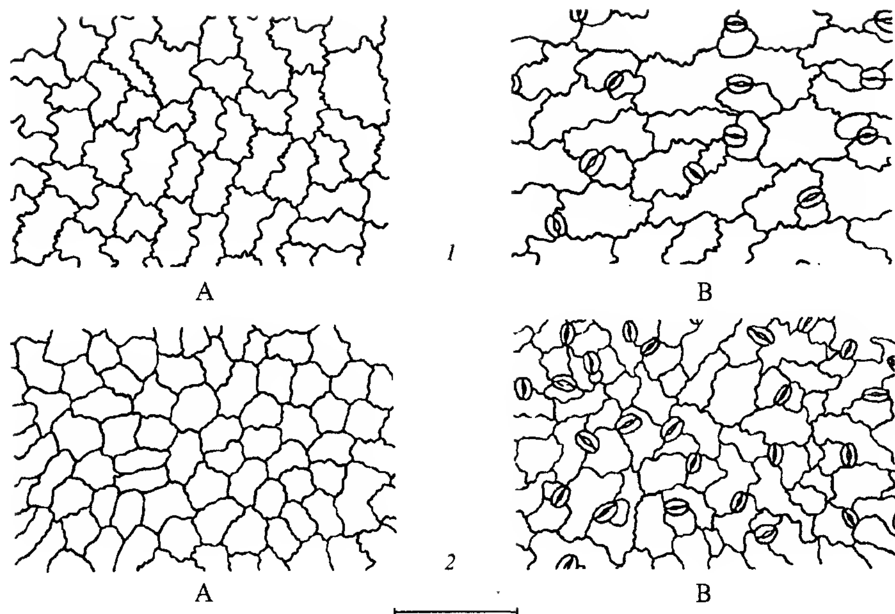


Рис. 1. Эпидерма видов подсекции *Archaeopleurum*.

1 — *Bupleurum longiradiatum*, *2* — *B. sachalinense*. Здесь и на рис. 2, 3: А — верхняя эпидерма, В — нижняя эпидерма. Масштабная линейка здесь и на рис. 2, 3: 1 мм.

Устьица (16.5 × 12.3 мкм) округлые и округло-овальные, в основном гемипарацитного типа. Встречаются аномоцитный, парацитный и полоцитный типы. Среднее количество устьиц в поле зрения микроскопа 20. На верхней эпидерме клетки чаще распластанной формы, извилистостенные, однако, можно встретить клетки с многоугольной проекцией, прямыми и округлыми антиклинальными стенками и тупыми смежными углами (87.8 × 38.7 мкм).

Bupleurum sachalinense Fr. Schmidt (рис. 1, *2*)

Лист гипостоматный. Проекция площади клеток нижней эпидермы распластанная, вытянутая, иногда многоугольная при средних размерах 61.7 × 33 мкм. Очертания антиклинальных стенок извилистые, извилисто-волнистые, прямолинейно-округлые. Углы в смежных границах соседних эпидермальных клеток закругленные и заостренные. Устьица овальные и округло-овальные, в поле зрения микроскопа насчитываются 46 устьиц при средней величине 17.5 × 13 мкм. Обнаружены аномоцитный, изредка полоцитный, парацитный типы устьичного аппарата, преобладает гемипарацитный тип с 3—4 соседними клетками. На верхней эпидерме клетки распластанные с извилистыми и округло-извилистыми стенками (57.6 × 31.6).

Подсекция *Chrysophyton* Lincz.

Bupleurum triradiatum Adams ex Hoffm. (рис. 2, *1*).

Лист амфистоматный. Клетки как верхней, так и нижней эпидермы прямоугольной, ромбической, многоугольной формы с прямолинейными и прямолинейно-округлыми стенками, но клетки верхней эпидермы значительно крупнее (127.2 × 34 мкм), чем клетки нижней эпидермы (90.8 × 31.3 мкм). Углы в смежных границах

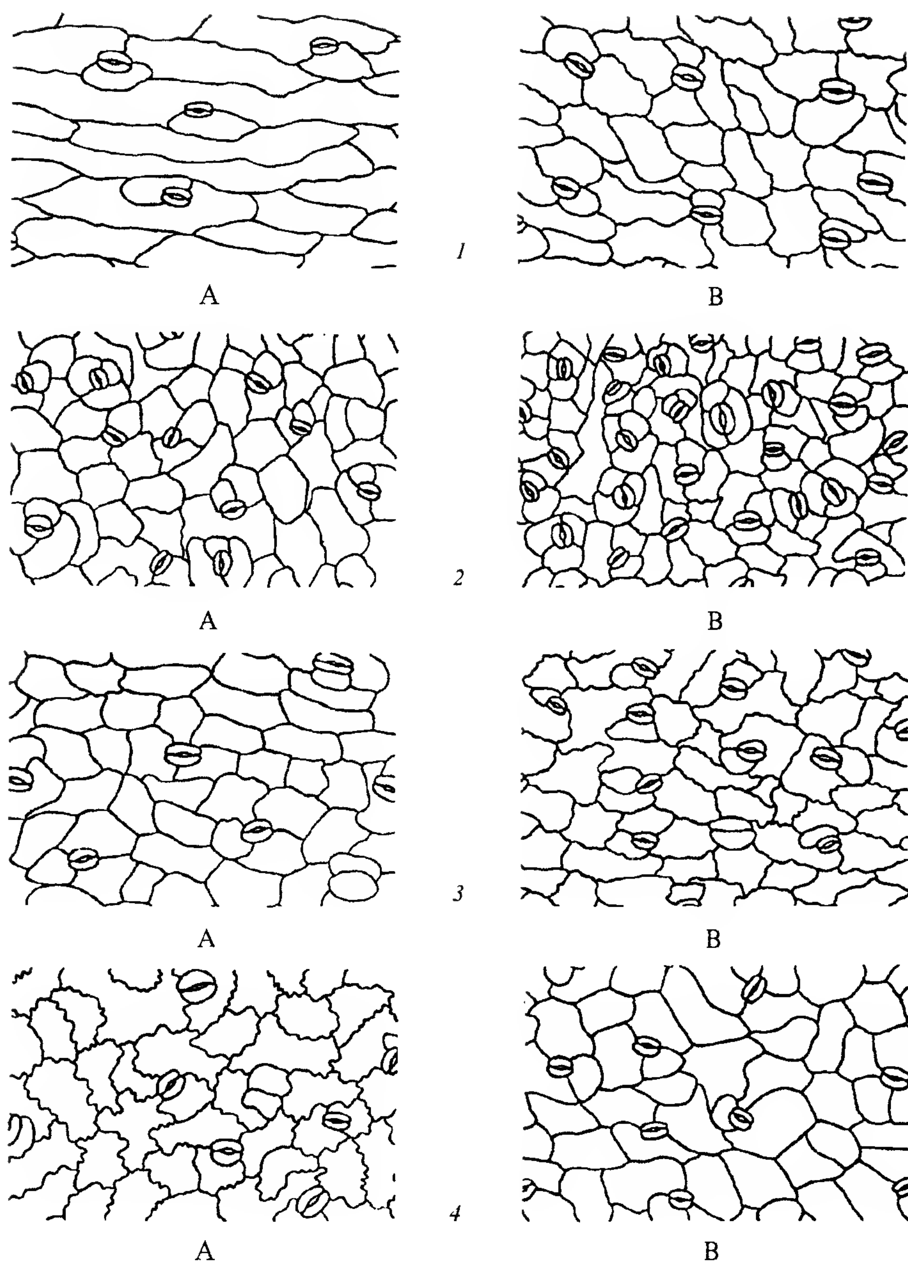


Рис. 2. Эпидерма видов подсекции *Chrysophyton*.

1 — *Bupleurum triradiatum*, *2* — *B. euphorbioides*, *3* — *B. americanum*, *4* — *B. atargense*.

прямые, острые или тупые. Устьица преимущественно овальные, на верхней эпидерме гемипарацитного и полоцитного типов, а на нижней — в основном гемипарацитного и аномоцитного типов. В поле зрения микроскопа насчитывается с адаксиальной стороны листа 7 устьиц (26.3 × 13.5 мкм), с абаксиальной — 25 устьиц (25.4 × 14.3 мкм).

Bupleurum euphorbioides Nakai (рис. 2, *2*)

Лист амфистоматный. Клетки как верхней, так и нижней эпидермы многоугольной формы с прямолинейно-округлыми и округлыми стенками. Но клетки верхней эпидермы несколько крупнее (55.8 × 33.3 мкм), чем клетки нижней эпидермы (47.3 × 20.9 мкм). Углы в смежных границах клеток прямые, тупые, острые, иногда закругленные и заостренные. Устьица округло-овальные. На верхней эпидерме в поле зрения микроскопа 24 устьица (20 × 15.8 мкм), на нижней — 36 устьиц (19.5 × 14.6 мкм). На верхней и нижней стороне листа очень часто встречаются анизоцитные устьица; основные типы устьичного аппарата гемипарацитный и аномоцитный.

Bupleurum americanum Coult. et Rose (рис. 2, *3*)

Лист амфистоматный. Проекция клеток верхней эпидермы многоугольная, часто вытянутая (56.3 × 32.1 мкм), а клеток нижней — многоугольная и распластанная (54.9 × 29.3 мкм). Стенки эпидермальных клеток обеих сторон листа прямолинейно-округлые и округлые, углы в смежных границах закругленные и заостренные. Среднее количество устьиц овальной формы в поле зрения микроскопа на верхней эпидерме 11 (26.5 × 15.3 мкм), на нижней — 21 (22.6 × 13.7 мкм). На верхней стороне листа преобладает гемипарацитный стоматотип, на нижней стороне — устьица гемипарацитного и аномоцитного типов.

Bupleurum atargense Gorovoi (рис. 2, *4*)

Лист амфистоматный. Эпидермальные клетки нижней стороны листа распластанной, многоугольной формы с прямолинейно-округлыми и округло-извилистыми стенками (60 × 37.6 мкм). На верхней стороне клетки преимущественно распластанные, очертания антиклинальных стенок извилистые и округло-извилистые (65.6 × 34.8 мкм). Углы между соседними клетками как верхней, так и нижней эпидермы закругленные и заостренные. В поле зрения микроскопа насчитывается на верхней эпидерме 16 устьиц (29.9 × 20 мкм) округлой формы, а на нижней 32 (23.7 × 13.9 мкм) овальных устьица. Основной тип устьичного аппарата данного вида аномоцитный, часто встречаются гемипарацитные и полоцитные устьица.

Подсекция *Arpopleupum* Lincz.

Bupleurum scorzonerifolium Willd. (рис. 3, *1*)

Лист амфистоматный. Проекция площади клеток как верхней, так и нижней эпидермы многоугольная и распластанная, антиклинальные стенки эпидермальных клеток, как правило, прямолинейно-округлые и округло-извилистые. Однако, клетки верхней эпидермы несколько крупнее (67.8 × 43.1 мкм), чем клетки нижней эпидермы (39.6 × 23.3 мкм). Устьица округлые и овальные. Среднее количество устьиц в поле зрения микроскопа с верхней стороны листа 21 (23.8 × 20.3 мкм) и с нижней — 47 (17.5 × 11.3 мкм). Встречаются гемипарацитные и аномоцитные устьичные аппараты, изредка анизоцитные.

Bupleurum komarovianum Lincz. (рис. 3, *2*)

Лист амфистоматный. Клетки как верхней, так и нижней эпидермы распластанной и многоугольной формы с прямолинейно-округлыми и округло-извилистыми антиклинальными стенками, с закругленными и заостренными углами в смежных границах. По размерам они мало отличаются (62.6 × 37.5—61.8 × 36.4 мкм). Устьица овальные,

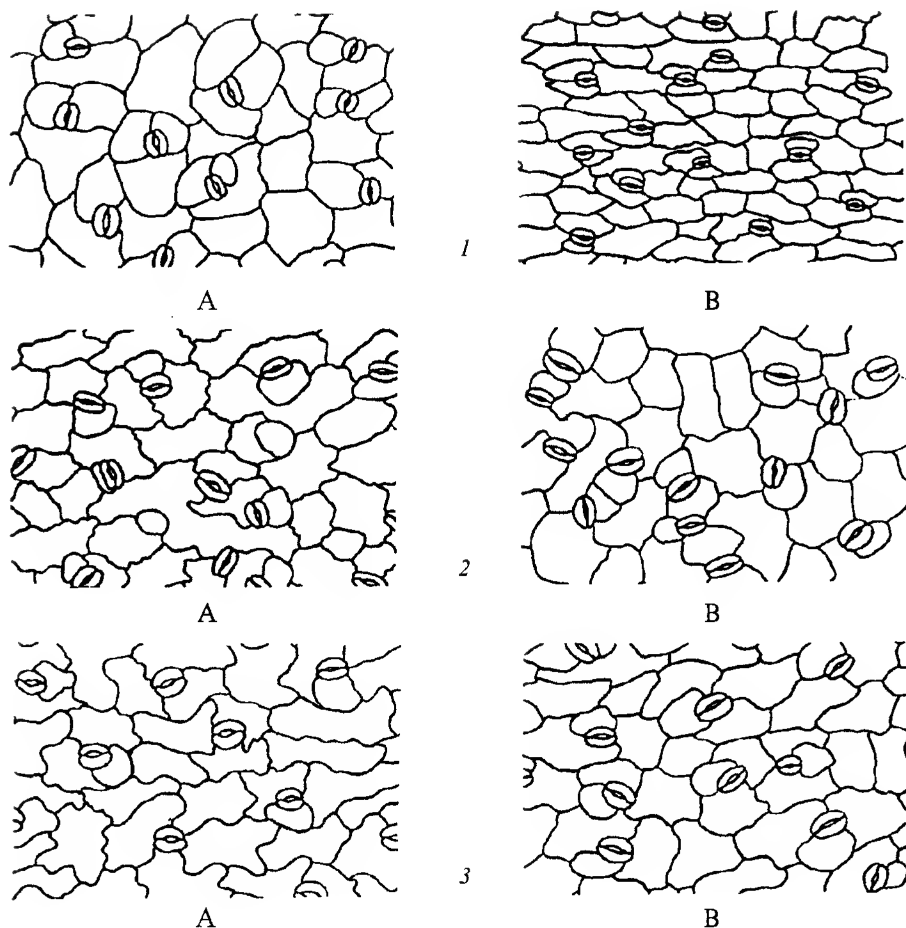


Рис. 3. Эпидерма видов подсекции *Arpopleurum*.
1 — Bupleurum scorzonerifolium, 2 — B. komarovianum, 3 — B. sibiricum.

их количество в поле зрения микроскопа на верхней эпидерме 16 (25.6×16.9 мкм), на нижней — 18 (23.6×15.8 мкм). На верхней и нижней эпидерме преобладает гемипарацитный тип устьичного аппарата.

Bupleurum sibiricum Vest (рис. 3, *3*)

Лист амфистоматный. Проекция площади клеток верхней эпидермы прямоугольная, ромбическая, многоугольная, иногда вытянутая с прямолинейными и прямолинейно-округлыми стенками (69.4×34.2 мкм). Также могут встречаться распластанные извилистостенные эпидермальные клетки. Углы в смежных границах заостренные и закругленные. На нижней стороне листа клетки прямоугольные, квадратные, ромбические и многоугольные (64.4×33.3 мкм), очертания антиклинальных стенок прямолинейные и прямолинейно-округлые. Устьица преимущественно округло-овальные, гемипарацитного типа. Изредка встречаются аномоцитные, анизоцитные и полоцитные стоматотипы. На верхней стороне листа в поле зрения микроскопа устьиц 18 (25.9×19 мкм), на нижней — 20 (26.6×17.6 мкм).

Анализ результатов проведенных исследований эпидермы листьев указанных выше видов *Bupleurum* показывает, что для данного рода характерно сочетание

Количественная характеристика эпидермы листа дальневосточных видов *Bupleurum*

Виды	Средние размеры эпидермальных клеток				Средние размеры устьиц верхней стороны листа (мкм)		Среднее число устьиц в поле зрения микроскопа на верхней стороне	Средние размеры устьиц нижней стороны листа (мкм)		Среднее число устьиц в поле зрения микроскопа на нижней стороне
	верхней стороны листа (мкм)		нижней стороны листа (мкм)							
	длина	ширина	длина	ширина	длина	ширина		длина	ширина	
B. longiradiatum	87.8	38.7	89.5	41.6	—	—	—	16.5	12.3	20
B. sachalinense	61.7	33	57.6	31.6	—	—	—	17.5	13	46
B. triradiatum	127.2	34	90.8	31.3	26.3	13.5	7	25.4	14.3	25
B. americanum	56.3	32.1	54.9	29.3	26.5	15.3	11	22.6	13.7	21
B. atargense	65.6	34.8	60	37.6	22.9	20	16	23.7	13.9	32
B. euphorbioides	55.8	33.3	47.3	20.9	20	15.8	24	19.5	14.6	36
B. scorzonerifolium	67.8	43.1	39.6	23.3	23.8	20.3	21	17.5	11.3	47
B. komarovianum	62.6	37.5	61.8	36.4	25.6	16.9	16	23.6	15.8	18
B. sibiricum	69.4	34.2	64.4	33.3	25.9	19	18	26.6	17.6	20

гемипарацитного и аномоцитного типов устьичного аппарата, часто с преобладанием первого типа (иногда они находятся в различном соотношении у разных видов). У володушки молочайной имеются анизоцитный и гемипарацитный типы устьичного аппарата, что показывает сходство *B. euphorbioides* с сибирским видом *B. multinerve* DC., на эпидерме которого Т. А. Остроумовой (1987) было обнаружено сочетание анизоцитных и гемипарацитных стоматотипов.

Виды подсекции *Archaeopleurum* отличаются от остальных дальневосточных *Bupleurum* извилистыми и округло-извилистыми стенками эпидермальных клеток, их распластанной формой, отсутствием устьиц на верхней стороне листа, довольно мелкими размерами устьичных аппаратов (см. таблицу). Эти признаки еще раз подтверждают обособленное положение видов *B. longiradiatum* и *B. sachalinense* в системе рода, которые считаются наиболее древними представителями володушек (Линчевский, 1950; Горовой, 1966). Между собой виды также различаются, прежде всего размерами эпидермальных клеток (клетки володушки длиннолучевой крупнее клеток эпидермы володушки сахалинской), а также количеством устьиц в поле зрения микроскопа.

Представители подсекции *Chrysophyton* высокогорные *Bupleurum* гетерогенны по изученным признакам. Различия проявляются в проекциях эпидермальных клеток, очертаниях антиклинальных стенок, углах в смежных границах. *B. triradiatum* отличается от остальных видов очень крупными размерами эпидермальных клеток (127.2×34 мкм верхней стороны листа и 90.8×31.3 мкм — нижней). Эпидерма *B. atargense* имеет клетки с извилистыми и округло-извилистыми стенками, большое количество устьиц в поле зрения микроскопа (см. таблицу).

Сходство между собой проявляют дальневосточные виды подсекции *Arpopleurum*. Оно выражается в форме эпидермальных клеток, их очертаниях и размерах, типах устьичных аппаратов. У *B. scorzonerifolium* обнаружены мелкие по сравнению с другими видами размеры клеток, большое количество (47) устьиц на нижней стороне листа, а также наличие анизоцитных устьиц. Следует отметить, что виды этой подсекции обладают довольно крупными устьицами (см. таблицу).

Диагностическое значение при изучении систематики восточноазиатских представителей вида *Bupleurum* L. имеет форма эпидермальных клеток, их размеры и очертания, преобладающий тип (или типы) устьичного аппарата.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Анели Н. А. Атлас эпидермы листа. Тбилиси, 1975. 109 с.

Анели Дж. Н., Анели Н. А. Способ получения микроструктурных отпечатков эпидермы различных органов растений // Сообщ. АН ГССР. 1988. Т. 122. № 3. 589 с.

Баранова М. А. Классификация морфологических типов устьиц // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 12. С. 1585—1595.

Баранова М. А. Принципы сравнительно-стоматологического изучения цветковых растений. Л., 1990. 69 с.

Горовой П. Г. Зонтичные Приморья и Приамурья. М.; Л., 1966. 295 с.

Захаревич С. Ф. К методике описания эпидермиса листа // Вестн. Ленингр. ун-та. 1954. № 4. С. 65—75.

Линчевский И. А. Род *Bupleurum* L. — Володушка // Флора СССР. М.; Л., 1950. Т. 16. С. 275—349.

Мирославов Е. А. Структура и функции эпидермиса листа покрытосеменных растений. Л., 1974. 119 с.

Остроумова Т. А. Типы устьиц листьев у представителей семейства *Apiaceae* // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 11. С. 1479—1488.

Прозина М. Н. Ботаническая микротехника. М., 1960. 160 с.

Свешникова И. Н. Исследования листьев ископаемых и современных растений эпидермально-кутикулярным методом // Бот. журн. 1966. Т. 51. № 4. С. 584—590.

Штромберг А. Я. К вопросу о классификации устьичных типов в листьях двудольных растений // Тр. Тбилис. н.-и. хим.-фарм. ин-та. 1956. Т. 8. С. 35—42.

Baranova M. A. Principles of comparative stomatographic studies of flowering plants // Bot. Rev. 1992. Vol. 58 (1). P. 49—99.

Cauwet-Marc A. M., Carbonnier J., Cerceau-Larrival M. T. et al. Contribution pluridisciplinare á la connaissanse du genre *Bupleurum* L. // In: Ombellifères. Contrib. pluridisc. syst. Actes 2 Symp. Int. (Perpignan, 1977). Perpignan. 1978. P. 623—651.

Guyot M. Intérêt des études de phytodermotologie dans la famille des Ombellifères // In: Ombellifères. Contrib. pluridisc. syst. Actes 2 Symp. Int. (Perpignan, 1977). Perpignan. 1978. P. 133—148.

Stace C. A. Cuticular studies as an aid to plant taxonomy // Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.). Bot. J. 1965. Vol. 4. N 1. P. 3—78.

Тихоокеанский институт
биоорганической химии
Дальневосточного отделения РАН
Владивосток

Получено 15 III 2000

SUMMARY

The epidermal structure of 9 East Asian representatives of the genus *Bupleurum* was studied. The leaves of *B. longiradiatum* and *B. sachalinense* are hypostomatic, of the other species amphistomatic. In the majority of cases, 2—3 stomatotypes are found on one leaf, however, anomocytic and hemiparacytic stomata usually prevail. The species are differ in correlation of stomatotypes, the form of the epidermal cells, their sizes and their patterns. Stomatographical data suggest the affinities of *B. euphorbioides* with *B. multinerve*.

УДК 633.15 : 581.143.6 Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 6

© Т. Н. Сатарова

РАННИЕ ЭТАПЫ РАЗВИТИЯ СТРУКТУР ПЫЛЬЦЕВОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ В КУЛЬТУРЕ ПЫЛЬНИКОВ КУКУРУЗЫ

T. N. SATAROVA. EARLY DEVELOPMENT OF STRUCTURES OF POLLEN ORIGIN IN MAIZE ANTHER CULTURE

Установлено, что при эксплантации пыльников кукурузы in vitro на стадии одноклеточного вакуолизированного пыльцевого зерна в большинстве случаев дальнейшее развитие получает вегетативная клетка, развиваясь вначале как многоядерный ценоцит, в котором затем закладываются клеточные перегородки. При посадке на стадии молодого 2-клеточного пыльцевого зерна генеративная клетка не гибнет, а интенсивно переходит на спорофитный путь развития. Рассматриваются возможные причины появления кластеров в развивающихся по спорофитному пути пыльцевых зернах.

Ключевые слова: *Zea mays*, культура пыльников, структуры пыльцевого происхождения.

Процессы, проходящие в пыльцевых зернах при культивировании пыльников или пыльцы кукурузы in vitro, неоднократно привлекали внимание исследователей. В опубликованных по этому поводу работах обсуждалась доля участия клеток пыльцевого зерна в формировании эмбриоподобных структур, отмечалась возможность образования ценоцитов в культивируемых пыльцевых зернах, характеризовался фракционный состав пыльцы в связи со способностью к соматическому эмбриогенезу в культуре пыльников, исследовалась ультраструктура пыльцевых зерен, перешедших на спорофитный путь развития (Miao et al., 1978; Barnabas et al., 1987; Pescitelli, Petolino, 1988; Pretova et al., 1993, и др.). Проведенные исследования осветили развитие пыльцевых зерен по спорофитному пути у кукурузы, однако поставили ряд вопросов. Поскольку большинство работ проводилось с применением флуоресцентных ядерных красителей, то было описано преимущественно состояние ядер. Состоянию цитоплазмы и клеточных оболочек в пыльцевых зернах не уделялось специального внимания.

Кроме того, были описаны структуры на стадии 1-клеточного вакуолизированного пыльцевого зерна. Более эффективным является введение в культуру пыльников кукурузы на стадии молодого 2-клеточного пыльцевого зерна, что повышает процент реакции пыльников с 3.48 до 16.46 %, а число новообразований на 100 пыльников с 8.27 до 44.13 (Сатарова, 1994). В связи с этим представляет интерес сравнение особенностей развития пыльцевых зерен in vitro при посадке пыльников на этих 2 стадиях. К детальному описанию путей развития пыльцевого зерна на искусственной питательной среде нас заставили обратиться возможная связь между типом развития пыльцевых зерен in vitro и процентом индукции способных к дальнейшему росту и развитию новообразований и то внимание, которое уделяется структурам пыльцевого происхождения, в частности ценоцитам, как удобным объектам для генетической трансформации у кукурузы (Gaillard et al., 1992).

Целью нашей работы был анализ развития пыльцевого зерна при посадке пыльников кукурузы in vitro на стадиях 1-клеточного вакуолизированного и молодого 2-клеточного пыльцевого зерна.

Материал и методы исследований

Исследование было выполнено на генотипах кукурузы H99 × Wf9, B14 × Wf9, Wf9 × LH148, A635 × 38-11, And44 и And44 × LH148. Пыльники культивировались по описанной ранее методике (Сатарова, 1994). Холодовая предобработка метелок проводилась при температуре 8 °C в течение 14 сут. Стадию развития пыльцевых зерен определяли перед эксплантацией пыльников, после холодовой предобработки. Высаживали пыльники на стадиях 1-клеточного вакуолизированного и молодого 2-клеточного пыльцевого зерна.

Пыльники фиксировали на 1, 2, 4, 8 и 15-й дни культивирования фиксатором FAA. Приготовление постоянных парафиновых препаратов осуществляли по работе Паушевой (1970). Толщина срезов составляла 9 и 12 мкм. Постоянные препараты окрашивали фуксин-сернистой кислотой, по Фельгену, с подкраской алциановым синим и проционовыми красителями, по Иванову и Летинской (1967). Целые пыльники на начальных этапах культивирования также окрашивали фуксин-сернистой кислотой по работе Фельгена, а затем готовили давленные постоянные препараты окрашенных пыльцевых зерен. Рисунки изготовлены с помощью рисовального аппарата РА-7, фотографии выполнены на микроскопе МБИ-15.

Результаты исследований и их обсуждение

При посадке на искусственную питательную среду пыльников с пыльцевыми зернами на 1-клеточной вакуолизированной стадии (рис. 1, *1*) в препаратах 1—4 дня наблюдали следующие события. Определенная часть пыльцевых зерен дегенерировала, а в остальных проходил дифференцирующий митоз, заканчивающийся образованием вегетативной и генеративной клеток с типичным их расположением (рис. 1, *2*). Часть образовавшихся 2-клеточных пыльцевых зерен в дальнейшем вступала на спорофитный путь развития, причем делениям подвергалась либо какая-то одна, либо обе клетки. Однако случаи, когда делится только генеративная клетка, а вегетативная гибнет (рис. 1, *3*), были единичными, так же как и случаи, когда генеративная клетка гибнет, не вступая в деление, а вегетативная развивается (рис. 1, *9*). Чаще всего наблюдали деления в обеих клетках, причем в подавляющем большинстве случаев генеративная клетка вступала в митоз раньше, и к моменту деления вегетативной клетки уже насчитывала 4 и более клеток, часто уже успевших дегенерировать (рис. 1, *4*—*8*). Лишь в редких случаях ядро вегетативной клетки делилось раньше генеративной (рис. 1, *10*). Продукты деления генеративной клетки, как правило, интенсивно окрашиваются, ядра мелкие, Фельген-положительные, цитоплазма густая, клеточные оболочки, как правило, тонкие, но иногда наблюдается их утолщение (рис. 1, *3*, *7*). Утолщенные оболочки интенсивно окрашиваются проционовыми красителями в красный цвет, характерный для окраски каллозы. В целом, развитие генеративной клетки дальше 4—8 клеток не наблюдали. По всей видимости, самостоятельного участия в формировании новообразований она либо не принимает, либо продукты ее деления участвуют в образовании лишь какой-либо части эмбриоида или каллуса, развиваясь рядом с потомками вегетативной клетки.

Вступлению вегетативной клетки в деление, как правило, предшествует изменение характера ее вакуолизации и синтез цитоплазмы, так что крупная вакуоль постепенно исчезает (рис. 1, *4*—*8*). Нам не удалось наблюдать регулярный цитокинез при первых делениях вегетативной клетки. Она развивалась как ценоцитное образование (рис. 1, *8*—*14*). Ядра в таких ценоцитах синхронно делятся, что характерно для других ценоцитных образований в генеративных органах покрытосеменных, например, периплазмодиального тапетума (Камелина, 1980), многоядерных клеток секреторного тапетума, развивающихся зародышевых мешков, ядерного эндосперма и др. Поскольку перед делением ядра вегетативной клетки исчезает крупная вакуоль и клетка заполняется цитоплазмой, ядра ценоцита располагаются по всему объему вегетативной клетки. Однако в отдельных случаях центральная вакуоль вегетативной клетки, по-видимому, сохраняется и в ценоците, в этом случае его ядра располагаются в пристеночном слое цитоплазмы (рис. 1, *14*). Ценоциты последнего типа имеют небольшие размеры, видимо, из-за отсутствия синтетических процессов в цитоплазме. На определенном этапе в ценоцитах начинается формирование клеточных перегородок между ядрами.

Процесс клеткообразования в ценоцитах, образовавшихся на базе вегетативной клетки, скорее всего, идет по-разному, в зависимости от того с центральной вакуолью или без нее развивается ценоцит. Образование клеточных перегородок в ценоцитах,

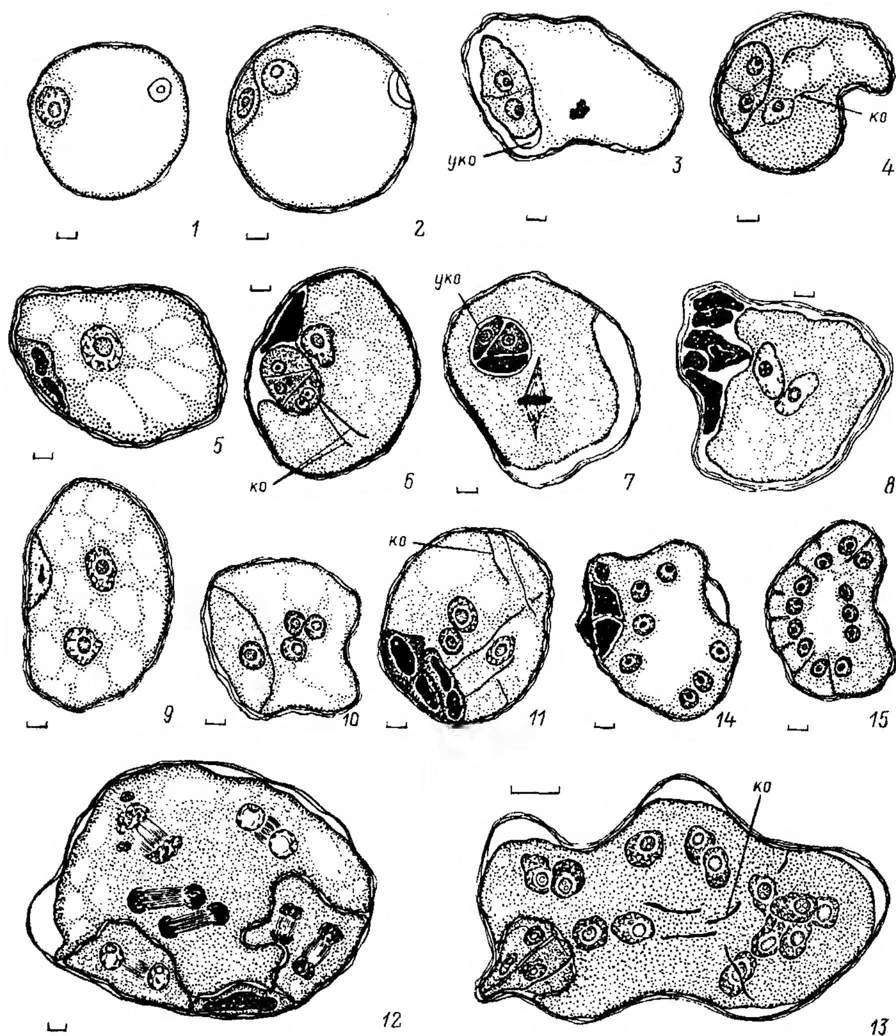


Рис. 1. Развитие пыльцевых зерен в пыльниках, эксплантированных на стадии 1-клеточного вакуолизированного пыльцевого зерна.

1 — пыльцевое зерно в момент эксплантации; *2* — пыльцевое зерно после дифференцирующего митоза; *3* — деление генеративной клетки, дегенерация ядра вегетативной клетки; *4—15* — развитие вегетативной клетки по пути ценоцита, генеративная клетка или ее продукты присутствуют в пыльцевом зерне; *16, 17* — 2-ядерные пыльцевые зерна; *18* — исчезновение перегородки между клетками пыльцевого зерна; *19—21* — равные и последующие деления в пыльцевом зерне, в одной из клеток (*19*) присутствует микроядро; *22* — эмбриоид с выделившейся эмбриоидодермой; *ко* — клеточные оболочки, *уко* — утолщенные клеточные оболочки. Масштабные линейки: *1—13*, *14—21* — 0.01 мм; *22* — 0.1 мм.

не содержащих центральной вакуоли, проходит нерегулярно. Так, уже в цитоплазме вегетативной клетки (рис. 1, *4*, *6*), молодых и более крупных ценоцитов (рис. 1, *11*, *13*) отмечаются незавершенные фрагменты клеточных оболочек. Это либо неполные клеточные перегородки, отходящие от интины, или от оболочки, отделяющей продукты деления генеративной клетки, либо фрагменты, имеющие 2 свободных конца. Такие оболочки ограничивали отсеки в цитоплазме, не всегда содержащие ядра. Эти фрагменты окрашивались алциановым синим в синий цвет, а проционовыми красителями в красный, что свидетельствует об отложении углеводов. Нерегулярность клеткообразования в ценоцитах этого типа, возможно связана с тем, что ядра располагаются не размеренно в пристеночном слое цитоплазмы, как в ценоцитах с

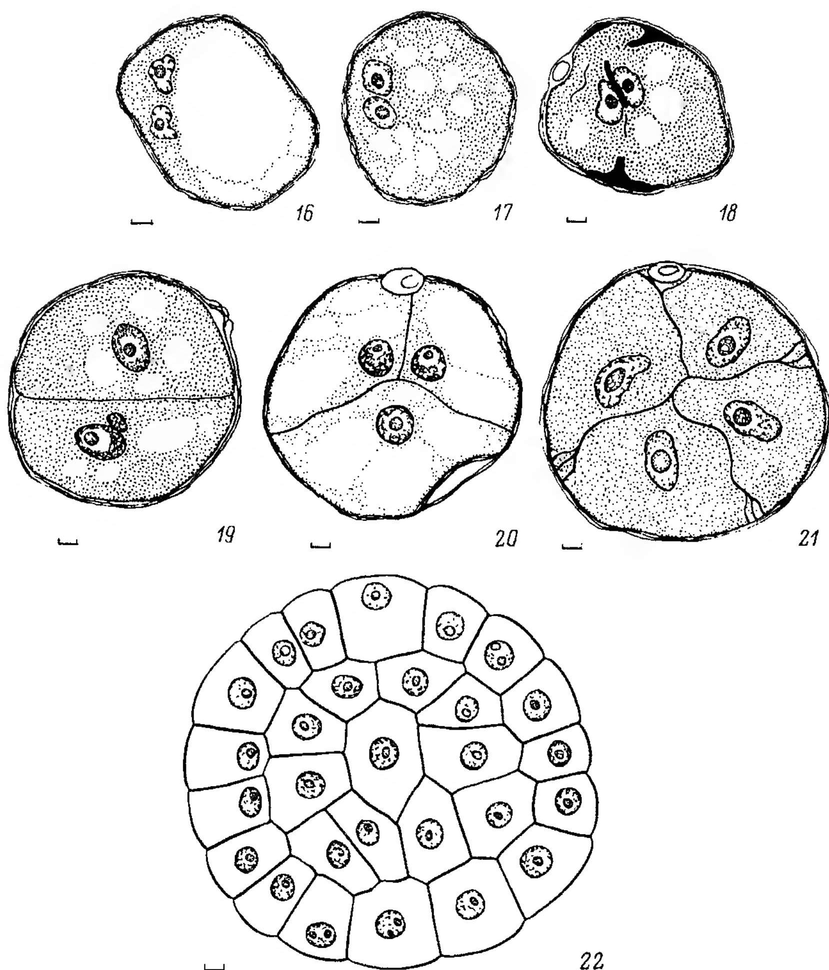


Рис. 1 (*продолжение*).

центральной вакуолью, а беспорядочно в массе цитоплазмы. По-видимому, с таким нерегулярным (не между всеми ядрами) клеткообразованисм в ценоцитах вегетативной клетки связано возникновение кластеров (рис. 1, *12*), т. е. клеток или групп клеток, имеющих общую оболочку, развивающихся обособленно внутри одного и того же пыльцевого зерна. Развитие кластеров в перешедших на спорофитный путь развития пыльцевых зерпах кукурузы описано и в работе Pcscitelli, Petolino (1988).

Если ценоцит имеет центральную вакуоль, то клеткообразование отмечается на стадии, когда он содержит 20 и более ядер и проходит более или менее регулярно. Образование клеточных перегородок между ядрами начинается от интины и идет центрипетально (рис. 1, *15*). Такой тип роста клеточных перегородок наряду с формированием клеточной пластинки описан Huang (1986, цит. по: Горбунова и др., 1993) для пыльцевых ценоцитов пшеницы и ячменя. Центрипетальный рост клеточных перегородок также показан Gaillard et al. (1992) для пыльцевых многоядерных ценоцитов кукурузы. В нашем материале такие клеточные перегородки не окрашивались алциановым синим и проционовыми красителями, а выглядели как промежутки между клетками. Одновременный синтез цитоплазмы приводит к постепенному уменьшению центральной вакуоли.

У некоторой части пыльцевых зерен дифференцирующий митоз в 1-клеточном вакуолизированном пыльцевом зерне не сопровождается цитокинезом. В образовавшихся 2-ядерных пыльцевых зернах также возможна фрагментация и постепенное исчезновение центральной вакуоли (рис. 1, *16*, *17*). Наблюдали также разрушение уже заложившейся перегородки между вегетативной и генеративной клетками (рис. 1, *18*). Образование ценоцитов после растворения уже заложившихся клеточных перегородок известное явление и описано, в частности, при мегагаметогенезе у *Asparagaceae* (Сатарова, 1990). Таким образом, обнаруживающиеся в культивируемых со стадии 1-клеточного вакуолизированного пыльцевого зерна 2-ядерные пыльцевые зерна могут быть либо результатом митоза, не сопровождавшегося цитокинезом, либо возникать после исчезновения перегородки между вегетативной и генеративной клетками. 2-ядерные ценоциты часто наблюдались в препаратах 1—4 дней культивирования и в дальнейшем, вероятно, развивались как многоядерный ценоцит с переходом к клеткообразованию. В отдельных случаях наблюдали слияние ядер в 2-ядерных ценоцитах, что должно вести к увеличению плоидности клетки.

Редко наблюдали равное деление в 1-клеточных пыльцевых зернах (рис. 1, *19*). Дальнейшее их развитие идет по пути дробления и, по-видимому, приводит к развитию эмбриоидов правильной формы (рис. 1, *20—22*).

Miao с соавторами (1978) определили 4 пути формирования многоклеточных пыльцевых зерен в культуре пыльников кукурузы: преимущественно из вегетативной клетки, из генеративной клетки, из вегетативной и генеративной клеток одновременно и из 1-ядерного пыльцевого зерна без дифференциации на вегетативную и генеративную клетки. Причем посадку пыльников эти и большинство последующих авторов производили на 1-клеточной стадии. На преобладание развития ядра вегетативной клетки указывали Barnabas с соавторами (1987), которые показали ее пре- и постмитотическую конфигурацию, генеративная клетка тоже делится, но затем дегенерирует. Pretova с соавторами (1993), отмечая 9 возможных путей, приводящих к развитию многоклеточной или многоядерной структуры, показали, что в 60 % случаев делится либо только вегетативная, либо только генеративная клетка, в 5 % случаев та и другая, возможно также равное деление. Образование ценоцитов, судя по приводимой ими схеме, возможно не только за счет вегетативной, но и за счет генеративной клеток и их обеих. Только Pescitelli, Petolino (1988) сообщают о том, что, проводя холодовую предобработку при 8 °С в течение 14 дней, они наблюдали сдвиг в развитии микроспор от средней 1-ядерной к поздней 1-ядерной — средней 2-ядерной стадии развития пыльцевого зерна. Так что можно предположить, что эти авторы высаживали часть пыльников не только на стадии 1-клеточного вакуолизированного пыльцевого зерна, но и на более поздних стадиях молодого и среднего 2-клеточного пыльцевого зерна. Они обнаружили в 50 % пыльцевых зерен активность вегетативного ядра, особенно на средней 2-ядерной стадии, у 18% — деление генеративной клетки, у 18 — равное деление и у 15 % — слияние ядер. Этими авторами отмечено образование из вегетативной клетки ценоцитов.

Наши данные по изучению ранних этапов развития при посадке пыльников на стадии 1-клеточного вакуолизированного пыльцевого зерна подтверждают точку зрения о том, что вегетативная клетка активна и преимущественно развивается в культуре, генеративная клетка при этом тоже делится, но вскоре дегенерирует. Мы наблюдали развитие вегетативной клетки только по типу ценоцита. В редких случаях отмечено равное деление в микроспоре, приводящее, вероятно, к образованию структур правильной формы.

При эксплантации пыльников на стадии молодого 2-клеточного пыльцевого зерна интенсивно делится генеративная клетка. После ее 1-го деления образуются 2 клетки, причем у А635 × 38-11 и др. генотипов наблюдали сильное утолщение клеточных оболочек генеративной и 2 дочерних клеток (рис. 2, *1*). С небольшой асинхронизацией 2 дочерние клетки претерпевают 1-й (рис. 2, *2*, *3*), 2-й (рис. 2, *4*, *5*) и 3-й (рис. 2, *6*) митозы. Утолщение оболочек и перегородок между дочерними клетками генеративной клетки длительное время сохраняется (рис. 3), и только к стадии 16 клеток

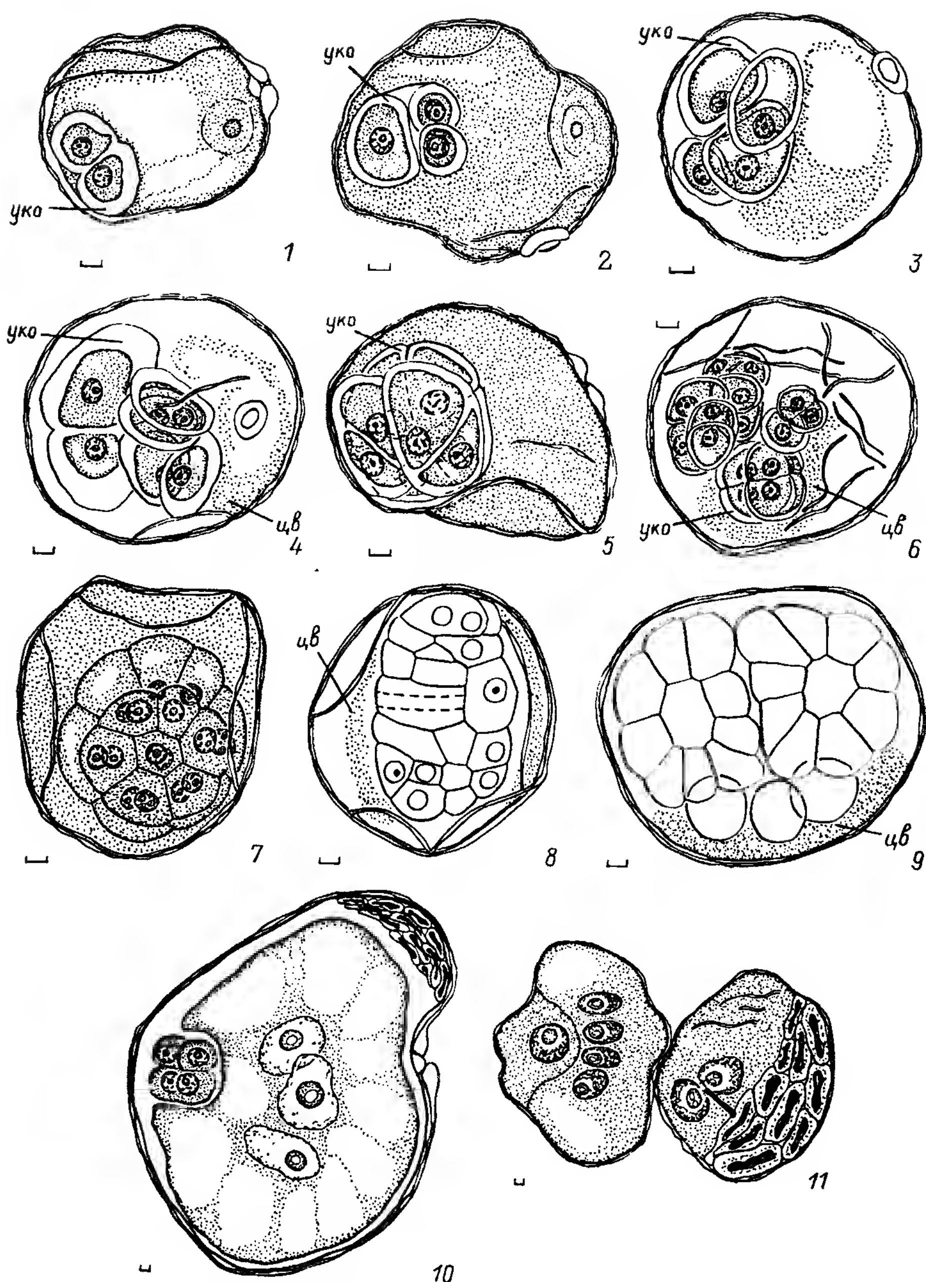


Рис. 2. Развитие пыльцевых зерен в пыльниках, эксплантированных на стадии молодого 2-клеточного пыльцевого зерна.

1—6 — развитие генеративной клетки, видны утолщенные клеточные оболочки вокруг продуктов ее первых делений, вегетативная клетка дегенерирует; *7, 8* — эмбриоиды из генеративной клетки, еще невышедшие из оболочки пыльцевого зерна; *9* — кластерное развитие нескольких новообразований в одном пыльцевом зерне; *10, 11* — структуры, встречающиеся в культивируемых пыльниках; *цв* — остатки цитоплазмы вегетативной клетки. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1. Масштабные линейки: *1—8, 10, 11* — 0.01 мм; *9* — 0.1 мм.

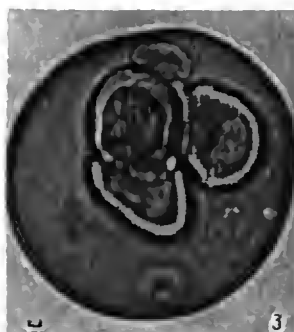


Рис. 3. Развитие генеративной клетки, видны утолщенные клеточные оболочки.

Масштабная линейка: 0.01 мм.



Рис. 4. Эмбриоид в пыльцевом зерне.

Масштабная линейка: 0.01 мм.

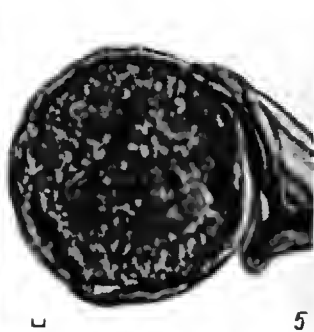


Рис. 5. Пыльцевое зерно, развивающееся по спорофитному пути.

Масштабная линейка: 0.01 мм.

они становятся значительно тоньше. Известно, что появление утолщенной оболочки, окружающей клетку или группу клеток, свидетельствует о переходе на новый, принципиально иной путь развития, а также о том, что какое-то время клетка, заключенная в толстую оболочку, и ее потомки будут развиваться обособленно от окружающих клеток и тканей. Такое явление характерно для зигот покрытосеменных в состоянии покоя, причем оболочки зигот иногда достигают значительной толщины и даже имеют выросты (Иоффе, Жукова, 1974) для инициальных клеток адвентивных зародышей (Naumova, 1994) и др. Изоляцию репродуктивных клеток и реорганизацию протопласта T. N. Naumova считает основными событиями, характерными для их дифференциации и общими для амфимиктического и апомиктического способов образования семян цветковых растений. И в нашем случае появление утолщенных клеточных оболочек вокруг генеративной клетки и ее первых продуктов приводит к их обособлению и переключению на иной, спорофитный путь развития. Возможно, возникновение регистрируемых на более поздних этапах кластеров (рис. 2, *9*) может быть связано и с обособлением таким способом продуктов первых делений генеративной клетки. В пыльцевых зернах, где интенсивно развивается генеративная клетка, ядро вегетативной клетки рано исчезает, а ее цитоплазма долгое время присутствует в пыльцевом зерне (рис. 2, *1*—*6*). Цитоплазма вегетативной клетки присутствует даже в пыльцевых зернах с молодыми проэмбрио (рис. 2, *7*; 4), которыми она часто оттесняется к оболочке пыльцевого зерна (рис. 2, *8*, *9*).

У H99 × Wf9 и др. генотипов отмечены редкие случаи синхронных митозов в генеративном и вегетативном ядрах, а также опережающее развитие вегетативной клетки. В препаратах 15-го дня культивирования наблюдали множество увеличенных темных пыльцевых зерен, содержимое которых плохо просматривается (рис. 5). Не исключено, что это тоже перешедшие на спорофитный путь пыльцевые зерна, возможно, ценоциты до и после клеткообразования. В этот период также встречались структуры, строение которых указывает на возможное функционирование вегетативной клетки при посадке пыльников на стадии молодого 2-клеточного пыльцевого зерна (рис. 2, *9*, *10*).

Таким образом, при эксплантации пыльников на стадии молодого 2-клеточного пыльцевого зерна активно делится генеративная клетка, а ее продукты формируют регистрируемые позднее новообразования. Роль вегетативной клетки на этой стадии эксплантации нам проследить не удалось, хотя, несомненно, она также вносит вклад в увеличение числа многоклеточных структур в пыльнике.

Возникновение кластеров в пыльцевых зернах, отмеченное и для 1-клеточной вакуолизированной, и для молодой 2-клеточной стадии объясняет, на наш взгляд, те случаи, когда в развивающихся структурах, уже вышедших из оболочки пыльцевого зерна, будь то эмбриоид или каллус, имеются четко выраженные, обособленные зоны,

либо в 1-м пыльцевом зерне одновременно наблюдаются 1 крупный эмбриоид и несколько плотно прилежащих к нему маленьких новообразований. Возможно, появление нескольких зародышеподобных структур из 1-го пыльцевого зерна, описанное в работе Y. Wan, I. M. Widholm (1992), может быть в том числе и результатом развития таких кластеров. Как видно, образование кластеров может проходить различными способами, а именно, за счет нерегулярного клеткообразования в многоядерных ценоцитах, за счет обособления генеративной клетки и продуктов ее первых делений толстой клеточной оболочки, а также, должно быть, за счет участия в формировании новообразования продуктов деления и вегетативной, и генеративной клеток.

По всей вероятности, должна существовать связь между выживаемостью многоклеточных структур пыльцевого происхождения, успешной регенерацией из них растений, т. е. как минимум правильным строением эмбриоида, и скоростью развития перешедших на спорофитный путь развития пыльцевых зерен. Как известно, для зиготического эмбриогенеза существует мнение, что чем быстрее идет процесс дифференциации основных элементов зародыша, эмбриодермы, эпи- и гипофизарных клеток, тем более совершенна его организация. Это положение служит критерием прогрессивного хода эволюции в пределах эмбрионального типа (Яковлев, 1984). С этой точки зрения, ценоцитный путь развития, превалирующий при посадке на 1-клеточной вакуолизированной стадии, вероятно, не самый быстрый путь дифференциации, во всяком случае в сравнении с изначально клеточным путем, описанным для 2-клеточной стадии. Возможно, это приводит к более низкой выживаемости ценоцитов, нерегулярности в строении полученных из них эмбриоидов и, как следствие, к сниженному проценту индукции новообразований у пыльников, культивируемых с 1-клеточной вакуолизированной стадии (Сатарова, 1994).

Выводы

Таким образом, установлено, что при посадке пыльников кукурузы на 1-клеточной вакуолизированной стадии преимущественно развивается вегетативная клетка по ценоцитному пути с переходом к клеткообразованию, генеративная клетка развивается не дальше 4—8 клеток. При посадке на стадии молодого 2-клеточного пыльцевого зерна в определенной части пыльцевых зерен наблюдали интенсивные деления генеративной клетки и гибель вегетативной. В обоих случаях возможно образование кластеров, однако в первом — за счет нерегулярного заложения клеточных перегородок в ценоцитах, а во втором — в результате обособления генеративной клетки и продуктов ее первых делений толстыми оболочками.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Горбунова В. Ю., Круглова Н. Н., Батыгина Т. Б. Андрогенез в культуре изолированных пыльников злаков: цитоэмбриологические аспекты // Успехи совр. биол. 1993. Т. 113. № 1. С. 19—35.

Иванов В. Б., Литинская Т. К. Одновремснная окраска белков и углеводов процноновыми красителями // Цитология. 1967. № 9. С. 112—116.

Иоффе М. Д., Жукова Г. Я. Модификация оболочки зиготы в процессе ес развития в роде *Dillenia* (*Dilleniaceae*) // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 10. С. 1409—1416.

Камелина О. П. Сравнительная эмбриология семейств *Dipsacaceae* и *Morinaceae*. Л., 1980. 104 с.

Паушева З. П. Практикум по цитологии растений. М., 1970. 255 с.

Сатарова Т. Н. Семейство *Asparagaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Однодольные. *Butomaceae* — *Lemnaceae*. Л., 1990. С. 114—124.

Сатарова Т. Н. Особенности культуры пыльников кукурузы на примере генотипа B14 × Wf9 // Изв. РАН. Сер. биол. 1994. № 5. С. 771—779.

Яковлев М. С. Зародыш, эмбрио // Сравнительная эмбриология цветковых растений. *Winteraceae* — *Juglandaceae*. Л., 1984. С. 9—11.

Barnabas B., Fransz P. F., Schel J. H. N. Ultrastruetural studies on pollen embryogenesis in maize (*Zea mays* L.) // Plant Cell Rep. 1987 Vol. 6. P. 212—215.

Gaillard A., Matthys-Rochon E., Dumas C. Seleetion of mierospore derived embryogenie struetures in maize related to transformation potential by mieroinjeetion // Bot. Acta. 1992. Vol. 105. N 4. P. 313—318.

Huang B. Ultrastruetural aspeets of embryogenesis in *Hordeum*, *Triticum* and *Paeonia* // Haploids of higher plants in vitro. Berlin; Heidelberg; New York, 1986. P. 91—117.

Miao S. H., Kuo C. S., Kwei Y. L. et al. Induetion of pollen plants of maize and observation on their progeny // Proe. Symp. on Plant Tissue Culture, Peking. London, 1978. P. 23—33.

Naumova T. N. Apomixis of angiosperms: eytologieal manifestation and faetors of induction // Frontiers in sexual plant reproduetion researeh. XIIIth Intern. eongr. on sexual plant reproduetion. Vienna, Austria, July 10—14, 1994. Vienna, 1994. 10 p.

Pescitelli S. M., Petolino J. F. Mierospore development in eultures maize anthers // Plant Cell Rep. 1988. Vol. 7. N 6. P. 741—744.

Pretova A., Ruijter N. C. A., Lammeren A. A.. M. van, Schel J. H. N. Struetural observations during androgenie mierospore eulture of the 4e1 genotype of *Zea mays* L. // Euphytiea. 1993. Vol. 65. P. 61—69.

Wan Y., Widholm J. M. Formation of multiple embryo-like structures from single mierospores during maize anther eulture // Plant Cell Rep. 1992. Vol. 11. P. 529—531.

Институт зернового хозяйства
Украинской аграрной академии наук
Днепропетровск

Получено 30 III 1999

SUMMARY

In anthers planted at the stage of unieellular vaeuolated pollen grain in most cases the vegetative eell advanees. It develops as multinuelear eenoeyte, in which eell walls are later formed. In anthers planted at the young bieellular stage the generative eell undergoes the androgenie pathway of development. The possible reasons of elusters development in androgenie pollen grains are discussed.

УДК 581.9 (470.62)

Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 6

© А. С. Зернов

К АДВЕНТИВНОЙ ФЛОРЕ СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО ЗАКАВКАЗЬЯ

A. S. ZERNOV. ON ADVENTIVE SPECIES IN THE NORTH-WESTERN TRANSCAUCASUS FLORA

Изучена адвентивная флора Северо-Западного Закавказья, насчитывающая 101 вид из 83 родов и 38 семейств. Наибольшее число адвентиков содержат семейства *Compositae* (18), *Gramineae* (11), *Leguminosae* (8), *Amaranthaceae* (7).

Ключевые слова: Северо-Западное Закавказье, адвентивная флора.

До настоящего времени специального обзора по адвентивной флоре Северо-Западного Закавказья (СЗЗ) (по районированию А. Л. Тахтаджяна и Ю. Л. Меницкого (Меницкий, 1991)) не было. Хотя исследование заносной флоры Колхиды, проведенное М. Т. Мазуренко и А. П. Хохряковым (1972), частично охватывает СЗЗ, но из-за того что авторы приводят распространение видов по очень крупным районам, решить какие из них встречаются в СЗЗ нельзя. Во флоре СЗЗ нами к адвентивным отнесен 101 вид (6.8 % от общего числа). Адвентики входят в состав 83 родов и 38 семейств. Целиком адвентивными для флоры района являются 57 родов и 10 семейств. Наибольшее число адвентиков содержат семейства *Compositae* (18), *Gramineae* (11), *Leguminosae* (8), *Amaranthaceae* (7).

Ряд видов, встречающихся в естественных условиях лишь на ограниченной территории (*Prunus laurocerasus* L. — юго-восток Туапсинского р-на; *Pinus pallasi-*

ana D. Don — окр. пос. Архипо-Осиповка), на остальной территории ведут себя как адвентики. М. С. Игнатов с соавт. (1990) включают подобные виды в список адвентивной флоры, но вряд ли это имеет смысл.

При анализе адвентивной флоры в большинстве общепринятых схем адвентивные виды относят к той или иной группе на основании 3 основных, практически не зависимых друг от друга, признаков: время заноса, способ иммиграции, степень натурализации (Thellung, 1918—1919, Schroeder, 1969; Протопопова, 1991). Наиболее удобной при общей характеристике представляется классификация, примененная при анализе липецкой флоры (Флора..., 1996), по времени заноса: археофиты (арх.) — занесенные, по-видимому, до XVI в., кенофиты (кен.) — занесенные в более позднее время, вплоть до наших дней; по способу иммиграции: эргазиофиты (эрг.) — преднамеренно занесенные или интродуцированные, но более или менее одичавшие, ксенофиты (ксен.) — занесенные случайно, непреднамеренно; по степени натурализации: эфемерофиты (эфем.) — виды известные по отдельным находкам, не натурализующиеся, наблюдаемые как бы случайно, то исчезающие, то вновь появляющиеся, колонофиты (колон.) — виды, более или менее прочно закрепляющиеся в местах заноса или одичания, но не расселяющиеся далее, эпекофиты (эпек.) — виды, натурализующиеся в подходящих для них местах, но не входящие в состав естественных сообществ, агриофиты (агр.) — заносные или одичавшие растения, становящиеся полноправными членами естественных сообществ. На практике наибольшую трудность представляет определение времени заноса вида на изучаемую территорию. Некоторые вполне натурализовавшиеся археофиты нельзя отличить от аборигенных видов (например *Acorus calamus* L. в Средней России) и определить их адвентивность можно лишь с помощью исторических источников. В СЗЗ, возможно, к таким видам следует отнести *Ficus carica* L., *Laurus nobilis* L. и др.

Около половины адвентивных видов попадают на свои местообитания в результате случайного заноса. К ним относятся различные сорно-рудеральные виды. Как правило, местами их заноса являются откосы насыпей железных дорог и других путей сообщения, территории железнодорожных станций, большие рудеральные площади — свалки и пустыри, морские побережья близ крупных портов, цветники, парки, газоны и т. д. В эту группу входят *Elodea densa**[1] (Planch.) Caspari (Кен.-ксен.(?)-агр.), *Andropogon virginicus** L. (Кен.-ксен.-эпек.), *Anisantha diandra** (Roth) Tutin (Кен.-ксен.-эфем.), *Echinochloa crusgalli* (L.) P. Beauv. (Арх.(?)-ксен.-агр.), *Hordeum jubatum* L. (Кен.-ксен.-эфем.), *Lolium multiflorum* Lam. (Кен.-ксен.-эпек.), *Panicum dichotomiflorum** Michx. (Кен.-ксен.-эфем.), *Paspalum paspaloides* (Michx.) Sctibn. (Кен.-ксен.-эпек.), *P. thunbergii** Kunth ex Steud. (Кен.-ксен.-эпек.), *Sorghum halepense* (L.) Pers. (Кен.-ксен.-эпек.), *Commelina communis** L. (Кен.-ксен.-эпек.), *Juncus tenuis* Willd. (Кен.-ксен.-агр.), *Amaranthus albus* L. (Кен.-ксен.-эпек.), *A. blitoides* S. Watson (Кен.-ксен.-эпек.), *A. blitum* L. (Кен.-ксен.-эпек.), *A. deflexus* L. (Кен.-ксен.-эпек.), *A. graecizans* L. (Кен.-ксен.-эпек.), *A. retroflexus* L. (Кен.-ксен.-эпек.), *Lepidium densiflorum** Schrader (Кен.-ксен.-эпек.), *Oxalis corniculata* L. (Кен.-ксен.-эпек.), *O. stricta* L. (Кен.-ксен.-эпек.), *Acalypha australis** L. (Кен.-ксен.-эпек.), *Euphorbia maculata** L. (Кен.-ксен.-эпек.), *E. nutans** Lagasca (Кен.-ксен.-эпек.), *Hibiscus trionum* L. (Кен.-ксен.-эпек.), *Epilobium adenocaulon** Hausskn. (Кен.-ксен.-эпек.), *Oenothera biennis* L. (Кен.-ксен.-эпек.), *Nicandra physaloides* (L.) Gaertner (Кен.-ксен.-эпек.), *Martynia lutea* Lindl. (Кен.-ксен.-эфем.), *Ambrosia artemisiifolia* L. (Кен.-ксен.-эпек.), *Bidens bipinnata** L. (Кен.-ксен.-эфем.), *B. frondosa* L. (Кен.-ксен.-агр.), *Conyza canadensis* (L.) Cronq. (Кен.-ксен.-эпек.), *Conyzanthus graminifolius** (Sprengel) Tamamsch. (Кен.-ксен.-эпек.), *Dichrocephala intergrifolia* (L. fil.) O. Kuntze (Кен.-ксен.-агр.), *Galinsoga parviflora* Cav. (Кен.-ксен.-эпек.), *Grindelia squarrosa** (Pursh) Dunal. (Кен.-ксен.-агр.), *Matricaria suaveolens* (Pursh) Buchenau (Кен.-ксен.-агр.), *Phalacroloma septentrionalis* (Fern. et Wieg.) Tzvelev (Кен.-ксен.-агр.), *Xanthium*

[1] Здесь и далее знаком * обозначены виды, не указывавшиеся для СЗЗ как адвентивные (Гроссгейм, 1949; Косенко, 1970; Цвелёв, Бочкин, 1992).

*albinum** (Widd.) H. Scholz (Кен.-ксен.-эпек.), *X. californicum* Greene (Кен.-ксен.-эпек.), *X. spinosum* L. (Кен.-ксен.-эпек.), *X. strumarium* L. (Кен.-ксен.-эфем.).

2-я группа адвентиков представлена дичающими интродуцентами. К ним относятся разнообразные декоративные и пищевые растения. Чаще всего они встречаются в местах посадки или вблизи от них, по обочинам дорог, на осыпях, пустырях, а иногда и в естественных сообществах. Сюда входят *Cupressus sempervirens* L. (Кен.-эрг.-колон.), *Thuja orientalis* L. (Кен.-эрг.-эпек.), *Cynosurus cristatus* L. (Кен.-эрг.-эфем.), *Sorghum saccharatum* (L.) Moench (Кен.-эрг.-эфем.), *Hemerocallis fulva** (L.) L. (Кен.-эрг.-колон.), *Narcissus poeticus** L. (Кен.-эрг.-колон.), *Iris germanica** L. (Кен.-эрг.-колон.), *Populus deltoides** Marshall (Кен.-эрг.-колон.), *Salix babylonica** L. (Кен.-эрг.-колон.), *Juglans regia** L. (Арх.-эрг.-агр.), *Celtis australis** L. (Кен.-эрг.-агр.), *Ficus carica** L. (Арх.-эрг.-агр./эпек.), *Morus alba** L. (Кен.-эрг.-агр.), *M. nigra* L. (Кен.-эрг.-агр.), *Reynoutria japonica** Houtt. (Кен.-эрг.-колон.), *Atriplex hortensis* L. (Кен.-эрг.-эфем.), *Amaranthus paniculatus** L. (Кен.-эрг.-эфем.), *Phytolacca americana* L. (Кен.-эрг.-эпек.), *Laurus nobilis** L. (Арх.(?)-эрг.-агр.), *Armoracia rusticana* Gaertner, C. A. Meyer et Schreber (Кен.-эрг.-агр.), *Lunaria annua** L. (Кен.-эрг.-эфем.), *Platanus orientalis** L. (Кен.-эрг.-колон./эпек.), *Cydonia oblonga* Miller (Арх.-эрг.-эпек.), *Prunus domestica* L. (Кен.-эрг.-колон.), *Spiraea chamaedrifolia** L. (Кен.-эрг.-колон.), *Albizia julibrissin** Durazz. (Кен.-эрг.-эпек.), *Amorpha fruticosa* L. (Кен.-эрг.-эпек./агр.), *Gleditsia triacanthos* L. (Кен.-эрг.-эпек.), *Laburnum anagyroides** Medikus (Кен.-эрг.-агр.), *Pueraria lobata** (Willd.) Ohwi (Кен.-эрг.-колон./эпек.), *Robinia pseudoacacia* L. (Кен.-эрг.-эпек.), *Spartium junceum** L. (Кен.-эрг.-эпек.), *Trigonella caerulea* (L.) Ser. (Кен.-эрг.-эпек.), *Acer negundo* L. (Кен.-эрг./ксен.-агр.), *Parthenocissus quinquefolia** (L.) Planch. (Кен.-эрг.-колон./эпек.), *Vitis labrusca** L. (Кен.-эрг.-агр.), *V. vinifera* L. (Арх.-эрг.-агр.), *Hibiscus syriacus** L. (Кен.-эрг.-колон.), *Tamarix tetrandra** Pallas ex M. Bieb. (Кен.-эрг.-колон.), *Elaeagnus angustifolia* L. (Кен.-эрг.-эпек./агр.), *E. orientalis* L. (Кен.-эрг.-эпек.), *Clarkia unguiculata** Lindl. (Кен.-эрг.-эфем.), *Anethum graveolens** L. (Арх.(?)-эрг.-эфем./эпек.), *Coriandrum sativum** L. (Арх.(?)-эрг.-эфем./эпек.), *Foeniculum vulgare** Miller (Арх.(?)-эрг.-эпек.), *Ipomoea purpurea** (L.) Roth (Кен.-эрг.-эпек.), *Mentha × piperita* L. (Арх.(?)-эрг.-эпек.), *Salvia sclarea** L. (Кен.-эрг.-эпек.), *Datura inoxia** Miller (Кен.-эрг.-эфем.), *Lycium barbarum** L. (Кен.-эрг.-эпек./агр.), *Antirrhinum majus** L. (Кен.-эрг.-эфем.), *Catalpa speciosa** (Warder ex Barney) Warder ex Engelm. (Кен.-эрг.-эпек./агр.), *Lonicera tatarica** L. (Кен.-эрг.-эпек./агр.), *Echinocystis lobata** (Michx.) Torrey et Gray (Кен.-эрг.-агр.), *Aster novi-belgii** (Кен.-эрг.-агр.), *Calendula officinalis** L. (Кен.-эрг.-эфем.), *Coreopsis tinctoria** Nutt. (Кен.-эрг.-эфем.), *Solidago canadensis** L. (Кен.-эрг.-эпек./агр.).

Ко 2-й группе очень близки потенциальные эргазиофиты, т. е. виды встречающиеся вне мест культивирования, но их дичание сомнительно. Таковыми являются *Allium cepa* L. (?Кен.-эрг.-колон.?), *A. sativum* L. (?Кен.-эрг.-колон.?), *Juglans nigra* L. (?Кен.-эрг.-колон.?), *Beta vulgaris* L. (?Кен.-эрг.-колон.?), *Opuntia camanchica* Engelm. et Bigel. (?Кен.-эрг.-колон.?), *Cercis siliquastrum* L. (?Кен.-эрг.-колон.?), *Apium graveolens* L. (?Кен.-эрг.-эфем.?), *Lycopersicon esculentum* Miller (?Кен.-эрг.-колон.?), *Citrullus lanatus* (Thunb.) Matsum. et Nakai (?Кен.-эрг.-эфем.?), *Cucumis sativus* L. (?Кен.-эрг.-эфем.?), *Cucurbita pepo* L. (?Кен.-эрг.-эфем.?).

Особую группу составляют виды, характер распространения которых на территории СЗЗ, в равной степени, может быть как адвентивным, так и естественным. Это *Cyperus capitatus* Vandelli (?Кен.-ксен.-колон.?), *Salix fragilis* L. (?Арх.(?)-ксен.-агр.?), *Sagina oxysepala* Boiss. (?Кен.-ксен.-эфем.?), *Berberis vulgaris* L. (?Кен.-эрг./ксен.-колон.?), *Matthiola longipetala* (Vent.) DC. (?Кен.-эрг.-эфем.?), *Sedum reflexum* L. (?Кен.-эрг.-агр.?), *Prunus mahaleb* L. (?Кен.-эрг.-агр.?), *Chamaenerion dodonaei* (Vill.) Holub (?Кен.-ксен.-эпек.?), *Trapa natans* L. s. l. (?Кен.-ксен.-эпек.?), *Heracleum scabrum* Albov (?Кен.-ксен.-эпек./агр.?).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гроссгейм А. А. Определитель растений Кавказа. М., 1949. 748 с.

Игнатов М. С., Макаров В. В., Чичев А. В. Конспект флоры адвентивных растений Московской области // Флористические исследования в Московской области. М., 1990. С. 5—105.

Косенко И. С. Определитель высших растений Северо-Западного Кавказа и Предкавказья. М., 1970. 614 с.

Меницкий Ю. Л. Проект «Конспект флоры Кавказа». Карта районов флоры // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1513—1521.

Мазуренко М. Т., Хохряков А. П. Сравнительный анализ одичавшей флоры Колхиды // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1972. Т. 77. Вып. 1. С. 128—138.

Протопопова В. В. Синантропная флора Украины и пути ее развития. Киев, 1991. 202 с.

Флора Липецкой области / Под ред. В. Н. Тихомирова. М., 1996. 376 с.

Цвелёв Н. Н., Бочкин В. Д. О новых и редких для Краснодарского края адвентивных растениях // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1992. Т. 97. Вып. 5. С. 99—106.

Schroeder F.-G. Zur Klassifizierung der Antropochoren // Vegetatio. 1969. Bd. 16. N 5—6. S. 225—238.

Thellung A. Zur Terminologie der Adventive- und Ruderalflora // Allg. Bot. Zeitschr. 1918—1919. H. 24—25. N 9—12. S. 36—42.

Московский педагогический государственный университет Получено 10 III 1999

SUMMARY

A checklist of the North-Western Caucasus adventive flora is presented. The species are characterised according to different classification schemes. 101 species are shown to be adventive. They represent 57 genera and 10 families. Three families include the largest number of adventive species: *Compositae* (18), *Gramineae* (11), *Leguminosae* (8), *Amaranthaceae* (7).

УДК 681.9 (571.1) Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 6

© **Н. Н. Лащинский**

ПАПОРОТНИКОВЫЕ ПОЛЯНЫ ВЫСОКОГОРИЙ КУЗНЕЦКОГО АЛАТАУ

N. N. LASHCHINSKY. OPEN FERN COMMUNITIES IN KUZNETSKY ALATAU HIGH MOUNTAIN BELT

Описаны редкие в высокогорьях Кузнецкого Алатау оригинальные сообщества крупнотравных папоротниковых полян. Приводится описание этих сообществ, анализ флористического состава и синтаксономического положения. На основании распространения, экологии и ценотической приуроченности доминирующих видов папоротников сделан вывод о времени формирования описанных сообществ и их ботанико-географических связях.

Ключевые слова: папоротниковые поляны, высокогорья, Кузнецкий Алатау.

В 1993—1998 гг. в рамках работ в заповеднике «Кузнецкий Алатау» был собран обширный материал (более 1000 геоботанических описаний) по биоразнообразию высокогорной растительности заповедника. В настоящей статье мы хотели бы обратить внимание на интересные растительные сообщества, не нашедшие до настоящего времени должного освещения в ботанической литературе, но довольно типичные для высокогорий заповедника. Это папоротниковые поляны с доминированием *Athyrium distentifolium* Tausch ex Opiz и, реже, *Oreopteris limbosperma* (All.) Holub. Рассматриваемые сообщества были описаны нами многократно на крутых склонах гор Каменная и Большая Церковная в верховьях р. Нижняя Терсь, но наибольшая их встречаемость отмечена для верховий р. Верхняя Терсь, где на крутых скалистых и покрытых курумами склонах они нередко выступают в качестве фоновой растительности.

Сообщества с доминированием *Athyrium distentifolium* встречаются в северном субальпийско-луговом геоботаническом районе, но наилучшего развития достигают в центральном лугово-болотном районе, согласно схеме геоботанического районирования, предложенной В. П. Седельниковым (1979). По высотному профилю эти сообщества представлены в амплитуде высот между 1000 и 1400 м над ур. м. преимущественно в субальпийском поясе и в лесном вблизи верхней границы леса. *Athyrium distentifolium* поднимается выше в гольцовый пояс, встречаясь в горно-тундровых сообществах, а также в непосредственной близости от небольших ледников на свежих моренах, но здесь он представлен отдельными редкими экземплярами, не образующими сомкнутых сообществ. В верхней части лесного пояса, вблизи границы леса, папоротниковые сообщества образуют поляны площадью 50—150 м² на довольно крутых (5—10°) склонах восточной и северо-восточной экспозиции в окружении пихтового леса. В своем распространении эти поляны приурочены к нижним частям небольших зарастающих курумов и выглядят первично безлесными.

В субальпийском поясе заросли папоротника встречаются на древних моренных валах, по зарастающим курумам и на крутых каменистых склонах. Наиболее пышное развитие зарослей *Athyrium distentifolium* наблюдается на крутых каменистых склонах (крутизной 15—25°) с многочисленными курумами. Папоротниковые сообщества представлены здесь в виде многочисленных полос, ориентированных поперек склона 6—8 м шир. и площадью отдельных контуров до 300 м², в сочетании с высокотравными субальпийскими луговинами и петрофитными группировками на скалах.

Сообщества, как правило, маловидовые (см. таблицу, описания 4—18). Видовое богатство варьирует от 11 до 24 видов высших сосудистых растений на 100 м², составляя в среднем по данным 30 геоботанических описаний 15 видов. Совокупная ценофлора ассоциации, в понимании В. П. Седельникова (1988), насчитывает 51 вид высших сосудистых растений, принадлежащих к 28 семействам и 49 родам.

Единично встречены (в скобках даны номера описаний по таблице и балл обилия): *Adenophora lilifolia* (17+), *Allium schoenoprasum* (2+), *Anthoxanthum alpinum* (13+), *A. odoratum* (3+), *Anthriscus sylvestris* (14+), *Aquilegia glandulosa* (3+, 18+), *Carex aterrima* (3+), *Cirsium heterophyllum* (2+), *Conioselinum tataricum* (17+), *Delphinium elatum* (17+), *Equisetum sylvaticum* (1+), *Galium septentrionale* (17+), *Lamium album* (17+), *Milium effusum* (18+), *Omalotheca norvegica* (13+), *Paeonia anomala* (2+), *Phegopteris connectilis* (2+), *Pleurospermum uralense* (2+, 17+), *Rhaponticum carthamoides* (15+), *Rhodiola rosea* (2+, 17+), *Rubus idaeus* (6+), *Rumex alpestris* (13+, 14+), *Sanguisorba alpina* (2+), *Saxifraga nelsoniana* (4+), *Swertia obtusa* (1+, 2+), *Tanacetum vulgare* (14+, 17+), *Trollius asiaticus* (1+, 2+), *Vaccinium myrtillus* (31, 13+), *Valeriana rossica* (2+), *Viola altaica* (3+). Мохообразные в составе сообществ ассоциации отмечены не были. По богатству видов наряду с типичными для бореальных флор семействами *Asteraceae* и *Poaceae* большим разнообразием представлено сем. *Apiaceae*, характерное также для сообществ сибирского высокотравья. Кроме абсолютно доминирующего *Athyrium distentifolium*, с высоким постоянством встречаются *Veratrum lobelianum* Bernh., *Poa insignis* Litv. ex Roshev., *Solidago dahurica* Kitag., *Saussurea latifolia* Ledeb., *Geranium albiflorum* Ledeb., *Bistorta major* S. F. Gray и *Viola biflora* L. Горный характер ценофлоры подчеркивается присутствием в ее составе 10 высокогорных (преимущественно субальпийских), а также 11 монтанных видов, представленных в различных высотных поясах гор Юга Сибири. Бóльшую часть ценофлоры (30 видов) составляют виды с широкими ареалами, часто встречающиеся как в горных, так и в равнинных условиях. В ареалогическом отношении ценофлора представлена видами голарктического (12), евразийского (16), азиатского (9) и южно-сибирского (14) распространения. По эколого-ценотической приуроченности в районе исследований ценофлора образована лесо-луговыми (опушечными) видами (20), луговыми (в широком смысле слова, включая в себя альпийские луга и высокотравья субальпики) — 19 видов, а также лугово-болотными (местообитания с избыточным и часто застойным увлажнением почвы) — 5 видов и лесными — 4 вида.

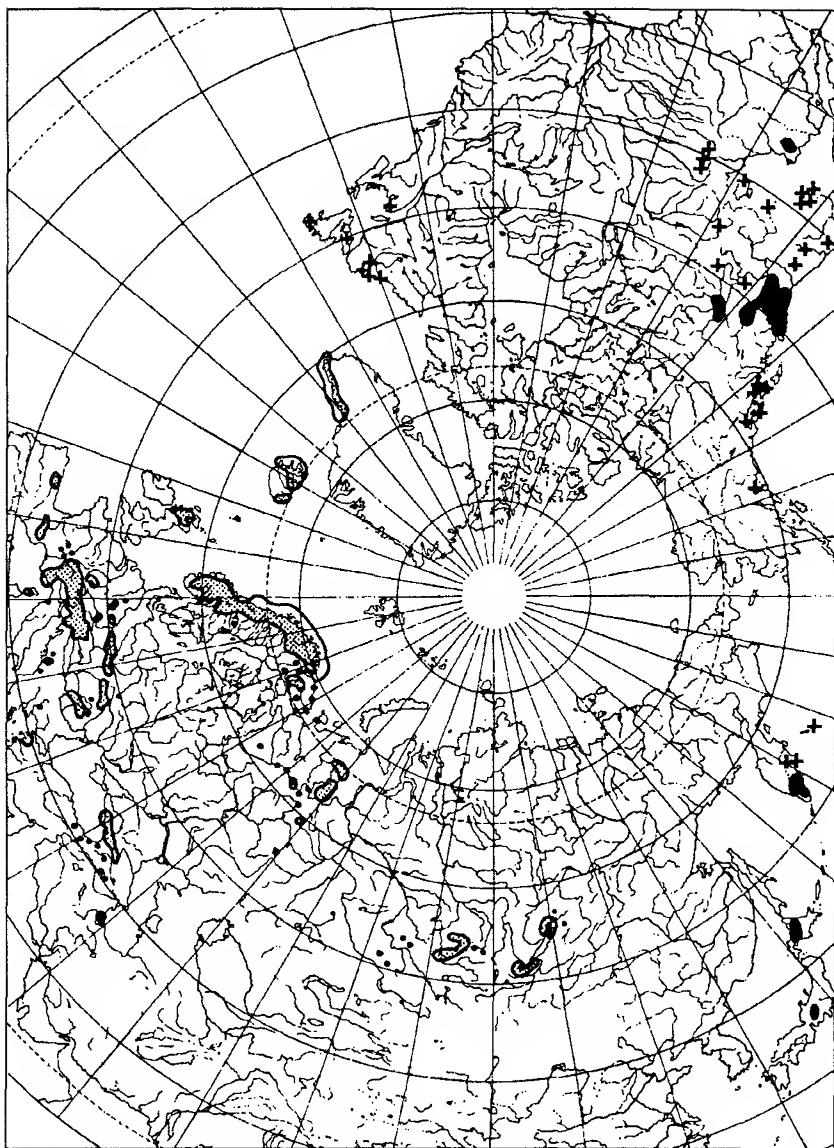
Ассоциации союза Athyrion distentifolium Latchinsky all. nov.

Порядковый номер	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
Количество видов	13	27	17	11	14	17	16	13	14	16	12	13	18	23	15	14	23	18
Диагностические виды союза и ассоциаций																		
Athyrium distentifolium	.	+	+	5	5	5	5	5	4	5	4	5	5	5	5	4	5	5
Oreopteris limbosperma	5	3	2	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Диагностические виды класса Aconito-Geranietea, порядка Aconito-Geranietalia albiflori																		
Geranium albiflorum	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	.	+	+	+	+	+
Veratrum lobelianum	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Bistorta major	.	.	+	.	+	+	+	.	+	.	+	+	+	+	+	+	+	+
Pedicularis incarnata	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+	+	+	.	.
Аффинные виды класса Aconito-Geranietea																		
Poa insignis	.	+	.	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1	+	+	+
Euphorbia lutescens	.	+	.	.	+	+	+	+	+	+	.	+	+	+	+	+	+	+
Saussurea latifolia	.	+	+	.	+	+	.	+	+	+	+	.	.	+	+	+	+	+
Rumex acetosa	.	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	.	.	+	+	.	.
Aconitum septentrionale	.	+	.	.	.	.	+	.	.	+	.	.	.	+	.	.	+	+
Lathyrus gmelinii	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	+	.
Heracleum dissectum	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	+	.
Ранневесенние эфемероиды																		
Erythronium sibiricum	.	.	+	1	+	+	+	1	+	1	+	+	+	.	+	+	.	+
Anemonoides altaica	.	.	.	.	+	+	+	+	+	.	.	.	.	.	.	+	.	+
Corydalis bracteata	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+	.	.	+	+	.	.	.	.
Прочие виды																		
Solidago dahurica	+	+	+	+	+	+	+	+	+	.	+	+	+	+	+	+	+	+
Viola biflora	+	+	.	+	+	+	+	+	+	.	+	+	+	+	+	+	.	+
Calamagrostis langsdorffii	+	.	.	.	+	+	+	+	.	.	.	+	.	+	.	.	+	.
Allium microdictyon	+	+	+	.	.	+	+	.	+	.	+	+	+	+	.	+	+	.
Chamerion angustifolium	+	.	3	2	.	+	.	.	.	+	.	1	+	+	+	.	.	+
Senecio nemorensis	.	+	.	.	.	+	+	.	.	+	.	.	.	+	.	.	+	+
Lilium pilosiusculum	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.	.	.	+	.	.	+	+
Caltha palustris	+	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Carex altaica	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.
Achillea impatiens	+	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Doronicum altaicum	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+	+	.	.	.
Polemonium caeruleum	.	.	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	+

Примечание. Обилие указано в баллах шкалы Браун-Бланке. Описания 6—10, 12, 15, 18 выполнены автором в заповеднике «Кузнецкий Алатау» 8—9 VII 1994 г. на восточном склоне горы Каменная; описания 11, 16 выполнены Л. А. Горшковой, там же; описания 1, 3—5 сделаны автором 13 VII 1994 г. на склонах горы Большая Церковная; описания 2, 13, 14, 17 — 15 VII 1998 г. в окр. оз. Рыбное.

3 вида в составе ценофлоры (*Saxifraga nelsoniana* (Fischer et Meyer) D. Webb, *Valeriana officinalis* L. s.l. и *Rhodiola rosea* L.) для условий высокогорий Кузнецкого Алатау отнесены нами к асоциальным петрофитам.

Для понимания роли и места описываемых сообществ в структуре растительного покрова и реконструкции их историко-географических связей обратимся к более подробному анализу ареала доминирующего вида. *Athyrium distentifolium* s.l. имеет



Ареалы *Athyrium distentifolium* Tausch ex Opiz и *Athyrium americanum* (Butt.) Maxon (по Hegi (1984) с изменениями).

Крестиками и сплошной заливкой изображен ареал *Athyrium americanum*; контуром и точками — ареал *Athyrium distentifolium*.

дизъюнктивный циркумполярный ареал с явным тяготением к приокеаническим районам и наиболее гумидным секторам континентальных гор (см. рисунок). Довольно обычен в горах Центральной Европы и Скандинавии, встречаясь здесь в пределах альпийского, субальпийского и верхней части лесного высотных поясов, преимущественно в интервале высот 1400—2400 (2700) м над ур. м. (Lauber, Wagner, 1996). Отмечен в островных флорах Шотландии, Исландии и Гренландии (Hegi, 1984). Скандинавский фрагмент ареала продлевается в северо-западную часть России на Кольский п-ов и прилегающие районы (Флора СССР, 1934). Изолированные фрагменты ареала расположены после значительного перерыва в высокогорьях Кавказа и на Северном Урале.

Сибирский ареал вида также представлен несколькими изолированными фрагментами и, видимо, до настоящего времени не достаточно полно изучен. В горах Алтая вид встречается в Западном и Северном Алтае в районах с наибольшим количеством осадков (Шмаков, 1996). Обычен в высокогорьях Кузнецкого Алатау (Седельников, 1979; Буко, Горшкова, 1995), в Саянах и далее в Прибайкалье, преимущественно в южном и восточном горном обрамлении (Попов, 1957; Бусик, 1979; Данилов, 1988а). Единственное местонахождение отмечено в горах Тувы (Ломоносова и др., 1984); на территории Монголии и Средней Азии вид отсутствует.

Популяции из Северной Америки, Японии и Притихоокеанских районов российского Дальнего Востока имеют существенные морфологические отличия от типовых европейских и в настоящее время рассматриваются в ранге самостоятельного викарирующего вида *Athyrium americanum* (Butt.) Maxon (Цвелёв, 1991а; Flora..., 1993). На Дальнем Востоке этот вид встречается на Камчатке, Курилах, Сахалине и прилегающих островах. В Северной Америке большой фрагмент ареала связан с горными системами в западной части континента в областях заметного океанического влияния. После большой континентальной дизъюнкции *A. americanum* отмечается на Атлантическом побережье в районе Ньюфаундленда.

Таким образом *A. distentifolium* s.str. имеет дизъюнктивный ареал в пределах гор Европы, Кавказа и Юга Сибири. Викарирующий вид *A. americanum* распространен, преимущественно в Притихоокеанских районах Северной Азии и Северной Америки. Характер ареала и викаризм сближают рассматриваемый вид с группой неморальных плиоценовых реликтов во флоре Сибири (Крылов, 1891; Положий, Крапивкина, 1985). Для этой группы неоднократно подчеркивался различный возраст и история становления слагающих ее видов (Ильин, 1941; Камелин, 1998). Обширность ареала *Athyrium distentifolium* s.l., характерные крупные континентальные дизъюнкции, морфологическая дифференциация географических рас свидетельствуют о древнем, по крайней мере раннетретичном возрасте вида. Согласно М. Г. Попову (1949), на это также указывает и распространение вида на Кавказе.

Однако, по эколого-ценотическим условиям обитания этот вид, хотя и заходит в лесной пояс, является типичным субальпийским растением. В горах Европы он представлен в кленово-буковых лесах у верхней границы леса, в кустарниковых зарослях из ольхи и рябины, на высокотравных лугах субальпийского и альпийского поясов, по каменистым осыпям (Hegi, 1984). Кроме того, в Скандинавии иногда встречается в горных темнохвойных лесах. Приуроченность вида к субальпийскому поясу в горах Европы синтаксономически закреплена в отнесении его к характерным видам класса Betulo-Adenostyletea. Br.-Bl. 1948 — субальпийских кустарниковых и высокотравных сообществ (Oberdorfer, 1992). В Сибири *Athyrium distentifolium* приводится для горных пихтовых и кедровых лесов, субальпийских высокотравий, каменистых россыпей. В Прибайкалье также встречается в ольховых зарослях. На Дальнем Востоке викарирующий *A. americanum* описывается в составе высокотравий, кустарниковых зарослей, на каменистых осыпях и у горячих источников. Аналогичную эколого-ценотическую амплитуду вида приводят и для Северной Америки (Flora..., 1993; Lackschewitz, 1991). Интересно, что помимо преимущественного распространения в кустарниковых и высокотравных сообществах верхних горных поясов, все авторы подчеркивают слабую конкурентную способность и тяготение *Athyrium distentifolium* s.l. к каменистым осыпям — курумам, что до некоторой степени свидетельствует об асоциальности или ценофобности вида (в смысле С. М. Разумовского, 1981); указывает на формирование его в составе более древних, ныне отсутствующих экосистем. Вероятнее всего, предковая форма *Athyrium distentifolium*, появившись в составе термо- и гигрофильных третичных хвойно-широколиственных лесов, довольно рано вышла из лесного окружения в составе сообществ крупных мезогигрофильных травянистых многолетников, аналогичных современным высокотравьям Альп, Кавказа, Сибири и Дальнего Востока и уже в составе последних получила широкое распространение.

Аналогичную картину мы можем проследить при анализе ареала другого замечательного папоротника сибирской флоры — *Oreopteris limbosperma*, относимого в

Сибири к группе неморальных плиоценовых реликтов (Положий, Крапивкина, 1985). Как и в случае *Athyrium distentifolium*, *Oreopteris limbosperma* s. str. имеет дизъюнктивный, преимущественно горный ареал с явным тяготением к районам с океаническим климатом, а в Притихоокеанских районах Северной Азии и Северной Америки представлен викарирующим видом *Oreopteris quelpaertensis* (Christ) Holub (Цвелёв, 1991б; Flora..., 1993). Экологически *O. limbosperma* отличается от *Athyrium distentifolium* явным тяготением к несколько более теплым и более влажным, иногда заболоченным местообитаниям, как правило, с избыточным увлажнением грунта. В Западной Европе отмечается на равнине во влажных дубовых лесах и заболоченных ольховниках, но чаще приводится для субальпийского пояса до высоты 1650—2000 м над ур. м. в районе распространения сообществ класса Betulo-Adenostylitea. В Сибири этот вид встречается довольно редко в горных пихтовых лесах, а также в субальпийских высокотравьях и на каменистых осыпях в горах Алтая, Кузнецкого Алатау и в Прибайкалье (Данилов, 1988б). Как и предыдущий вид, *Oreopteris limbosperma* обнаруживает явное тяготение к субальпийскому поясу, хотя шире, чем *Athyrium distentifolium*, представлен в хвойных и широколиственных лесах.

О ценотической роли анализируемых папоротников известно немного. Чаще всего они присутствуют в сообществах в небольшом обилии в качестве сопутствующих видов. Для *Athyrium distentifolium* есть указания на формирование зарослей в горах Центральной Европы совместно с типичными видами высокотравий Альп (*Adenostyles alliariae* (Gouan) Kerner, *Cicerbita alpina* (L.) Wallr., *Ranunculus platanifolius* L., *Doronicum austriacum* L. и др.) (Hegi, 1984). *Athyrium americanum* образует заросли в горах северо-запада штата Монтана (США) (Lackschewitz, 1991). *Oreopteris limbosperma* и *Athyrium distentifolium* отмечались в качестве доминантов высокотравий в субальпийском поясе Хамар-Дабана (Епова, 1957). Поляны с доминированием *Oreopteris limbosperma* изредка встречаются в заповеднике «Кузнецкий Алатау» в соседстве с полянами из *Athyrium distentifolium*. Мы рассматриваем их в ранге новой ассоциации Oreopterietum limbosperma Latchinsky ass. nov. (см. таблицу, описания 1—3).

Номенклатурный тип — описание № 1 (см. таблицу). Кемеровская обл., Тисульский р-н, заповедник «Кузнецкий Алатау», зап. склон горы Большая Церковная крутизной 6°, ср. часть склона, 1100 м над ур. м., 15 VII 94 г., автор Н. Н. Лащинский.

Диагностические виды: *Oreopteris limbosperma* (dom.).

Сообщества ассоциации представлены овальными полянами в лесном окружении вблизи верхней границы леса или открытыми луговинами на каменистых склонах собственно в субальпийском поясе. Расположены, как правило, на ступенях или в седловинах склона в условиях избыточного грунтового увлажнения. Травостой густой, равномерный, сомкнутый с отчетливым доминированием папоротника. Высота травостоя 100—120 см. На почве влажная подстилка из отмерших вай папоротника мощностью 1 см.

Ранее нами была описана ассоциация Athyrietum distentifolium Latchinsky et Gorschkova, 1995 в составе союза Rhaponticion carthamoidis Zhitl. 1988, порядка Aconito-Geranietalia Zhitl. et Onishczenko 1987, класса Aconito-Geranietea Zhitl. et Onishczenko 1987 (Лащинский, Горшкова, 1995). Принадлежность папоротниковых полян к классу Aconito-Geranietea и порядку Aconito-Geranietalia — сибирских субальпийских высокотравных сообществ — географическому викарианту европейского класса Betulo-Adenostylitea подкрепляется, помимо флористического состава фитоценозов, их экологией, физиономией и распространением. Однако, своеобразие рассматриваемых сообществ в совокупности со спецификой географии, истории и экологии доминантов заслуживает, на наш взгляд, выделения их в составе отдельного союза Athyrion distentifolium Latchinsky all. nov. с диагностическими видами *Athyrium distentifolium* (dom.) и *Oreopteris limbosperma* (dom.), включающего 2 ассоциации Athyrietum distentifolium и Oreopterietum limbosperma. Асс. Athyrietum distentifolium рассматривается как типовая ассоциация союза. Известный ареал союза в настоящее время ограничен высокогорьями Кузнецкого Алатау в пределах заповедника, но

возможно обнаружение ассоциаций союза в области широкого распространения курумников и каменистых почв на протяжении сибирского фрагмента ареалов доминирующих папоротников от Западного Алтая до Прибайкалья, что совпадает с долготным интервалом распространения класса Aconito-Geranietea. В Европе, на Дальнем Востоке и в Северной Америке вероятно нахождение викарных ассоциаций в составе соответствующих классов высокотравной растительности. Вероятно, этот союз объединяет наиболее примитивные и древние сообщества сибирских высокотравий. Сообщества союза одноярусны с абсолютным доминированием папоротника и единичным участием высокотравных видов. Синузия ранневесенних эфемероидов выражена слабо, но представлена хотя бы одним из 3-х образующих ее видов (*Erythronium sibiricum* (Fisch. et Mey) Kryl., *Corydalis bracteata* (Steph.) Pers., *Anemonoides altaica* (C. A. Meyer) Holub), в небольшом обилии встречающимся практически в каждом сообществе союза. Характерной чертой папоротниковых полян, отличающей их от сообщества класса, является хорошее развитие подстилки из отмерших вай папоротника, достигающей мощности 1.5—2 см. *Athyrium distentifolium* — короткокорневищный вид с горизонтально нарастающим корневищем и ярко выраженной партикуляцией, так что ценопопуляции папоротника во многих случаях представлены одним или немногими вегетативными клонами. Характер нарастания корневищ с необходимостью приводит к формированию микротеррас поперек склона, на которых аккумулируется мелкозем, активно мигрирующий вниз по склону, особенно во время весеннего снеготаяния. Развитие папоротниковых полян по периферии курумников подчеркивает их роль в защите склонов от эрозии, накоплении мелкозема и почвообразовании. Экологическая роль сообществ с доминированием *Oreopteris limbosperma* в ландшафтах высокогорий Кузнецкого Алатау менее ясна в связи с их редкостью на этой территории.

Относительно высокая, по сравнению с другими горными системами Сибири, встречаемость папоротниковых полян в субальпийском поясе Кузнецкого Алатау хорошо коррелирует со слабым развитием плейстоценовых оледенений в этой горной системе и, как следствие этого, многочисленными каменистыми осыпями (Вдовин, 1988). Отсутствие покровных ледовых щитов дало возможность выживания сообществ, сформировавшихся в третичную эпоху, а формирование курумников, как следствие морозного выветривания горных пород, создавало новые местообитания для расселения папоротниковых полян. Несомненно, эти интересные реликтовые сообщества заслуживают организации их охраны и мониторинга не только на территории заповедника, но и за его пределами.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Буко Т. И., Горшкова Л. А. Конспект флоры высших сосудистых растений заповедника «Кузнецкий Алатау» // Биоценотические исследования в заповеднике «Кузнецкий Алатау». Новосибирск, 1995. С. 15—34.

Бусик В. В. Семейство *Athyriaceae* — Кочедыжниковые // Флора Центральной Сибири. Оноклеевые—Камнеломковые. Новосибирск, 1979. Т. 1. С. 25—29.

Вдовин В. В. Кузнецко-Салаирская провинция // Рельеф Алтае-Саянской горной области. Новосибирск, 1988. 206 с.

Данилов М. П. Семейство *Athyriaceae* — Кочедыжниковые // Флора Сибири *Lycopodiaceae—Hydrocharitaceae*. Новосибирск, 1988а. С. 54—57.

Данилов М. П. Семейство *Thelypteridaceae* — Телиптерисовые // Флора Сибири. *Lycopodiaceae—Hydrocharitaceae*. Новосибирск, 1988б. С. 64—65.

Епова Н. А. Материалы по характеристике высокогорных лугов Хамар-Дабана // Изв. биол.-геогр. НИИ при Иркутском гос. ун-те. Иркутск, 1957. Вып. 1—4. Т. 17. С. 12—56.

Ильин М. М. Третичные реликтовые элементы в таежной флоре Сибири и их возможное происхождение // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л., 1941. С. 257—292.

Камелин Р. В. Материалы по истории флоры Азии (Алтайская горная страна). Барнаул, 1998. 240 с.

Крылов П. Н. Липа на предгорьях Кузнецкого Алатау // Изв. Томск. ун-та. Томск, 1891. Вып. 1. С. 3—40.

Лащинский Н. Н., Горшкова Л. А. Заметки по синтаксономии субальпийских лугов заповедника «Кузнецкий Алатау» // Биоценотические исследования в заповеднике «Кузнецкий Алатау». Новосибирск, 1995. С. 35—41.

Ломоносова М. Н., Красноборов И. М., Пеньковская Е. Ф. и др. Определитель растений Тувинской АССР. Новосибирск, 1984. 335 с.

Положий А. В., Крапивкина Э. Д. Реликты третичных широколиственных лесов во флоре Сибири. Томск, 1985. 158 с.

Попов М. Г. Очерк растительности и флоры Карпат. М., 1949. 303 с.

Попов М. Г. Флора Средней Сибири. Т. 1. М.; Л., 1957. 555 с.

Разумовский С. М. Закономерности динамики биоценозов. М., 1981. 231 с.

Седельников В. П. Флора и растительность высокогорий Кузнецкого Алатау. Новосибирск, 1979. 168 с.

Седельников В. П. Высокогорная растительность Алтае-Саянской горной области. Новосибирск, 1988. 222 с.

Флора СССР. Л., 1934. Т. 1. 302 с.

Цвелёв Н. Н. Сем. Кочедыжниковые — *Athyriaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1991а. Т. 5. С. 63—81.

Цвелёв Н. Н. Сем. Телиптерисовые — *Thelypteridaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1991б. Т. 5. С. 87—92.

Шмаков А. И. Конспект папоротников Алтая // Флора и растительность Алтая. Тр. Южно-Сибирского бот. сада. Барнаул, 1996. С. 25—52.

Flora of North America. North of Mexico. New York, Oxford, 1993. Vol. 2. 475 p.

Hegi G. Illustrierte Flora von Mittel Europa. Berlin, Hamburg, 1984. Bd I. T. 1. 310 p.

Lackschewitz K. Vascular plants of West-Central Montana — identification guidebook. Ogden, UT, 1991. 648 p.

Lauber K., Wagner G. Flora Helvetica. Bern, Stuttgart, Wien, 1996. 1615 p.

Oberdorfer E. Süddeutsche Pflanzengesellschaften. Wälder und Gebüsche. Jena, Stuttgart, New York, 1992. T. IV. 298 p.

Центральный Сибирский ботанический сад СО РАН
Новосибирск

Получено 15 III 1999

SUMMARY

Original tall-herbaceous plant communities dominated by ferns were described in Kuznetsky Alatau high mountains. In syntaxonomical respect these communities belong to the new alliance of Aconito-Geranietea class. By the ecology and area of dominants it looks like this alliance is the most ancient relict part of the Siberian subalpine tall-herbaceous communities. These interesting communities play an important role in slopes' protection against of erosion and should be protected on all their area.

УДК 581.5.581.524

Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 6

© **В. Н. Второва, Б. Маркерт, У. С. Лефлер**

ЭПИФИТНЫЕ ПАПОРОТНИКИ ЛЕСНЫХ ТРОПИЧЕСКИХ ЭКОСИСТЕМ КАК ИНДИКАТОРЫ СОСТОЯНИЯ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ (НА ПРИМЕРЕ ЮЖНОГО ВЬЕТНАМА)

V. N. VTOROVA, B. MARKERT, U. S. LEFLER. EPIPHYTIC FERNS OF TROPICAL FOREST ECOSYSTEMS AS ENVIRONMENT STATE INDICATORS (ON THE EXAMPLE OF SOUTH VIETNAM)

На основе мультиэлементного анализа исследована изменчивость концентраций 23 химических элементов в растениях антропогенно нарушенных тропических лесных экосистем Южного Вьетнама. Показано, что эпифитные папоротники отвечают требованиям тест-объектов для мониторинга состояния окружающей среды. Субстраты папоротников аккумулируют в 4—30 раз больше тяжелых металлов, чем

ваи эпифитов и листья эдификатора лесного сообщества. Элементами-индикаторами, характеризующими состояние окружающей среды, являются As, Cd, Cr, Cu, Hg, Ni, Pb, V, Zn.

Ключевые слова: тропические экосистемы, эпифитные папоротники, мультиэлементный анализ, виды-индикаторы, элементы-индикаторы, состояние окружающей среды.

Достижением в области развития теории и практики фонового мониторинга является разработанный в рамках программы Международного союза биологических наук (IUBS) исследовательский проект «Кадастры концентраций химических элементов экосистем» (ECCE). Его целью была разработка стратегии биоиндикаторных исследований экосистем для оценки состояния окружающей среды (ОС). Специалисты из Германии первыми представили результаты мультиэлементных анализов растений и кадастры концентраций химических элементов экосистем Европы (Element..., 1990; Markert, 1996; Markert, Wtorova, 1992, и др.). В лесах тропической зоны подобные исследования единичны. В связи с этим особого внимания заслуживают лесные тропические экосистемы Вьетнама, подвергшиеся воздействию гербицидов и дефолиантов в период войны 1961—1975 гг. в Индокитае.

Цель работы — на основе мультиэлементного анализа изучить изменчивость содержания химических элементов в растительном компоненте лесных экосистем Южного Вьетнама, выявить виды-индикаторы, элементы-индикаторы и оценить современное состояние ОС.

Материал и методика

Исследования проведены в 1995—1996 гг. в Южном Вьетнаме (11°57′—12°12′ с. ш.) на 3 участках диптерокарпусового леса (*Dipterocarpus* sp., *D. alatus* Roxb., *Shorea* sp., сем. *Dipterocarpaceae*), в разной степени испытавших воздействие дефолиантов во время войны.

Участок I (контроль) наименее нарушен и расположен в лесном массиве Ма Да, в бассейне р. Донгнай, на высоте 65 м над ур. м. в разреженном лесу, который более 40 лет был объектом заготовки древесины ценных пород на экспорт. Ныне сохранились лишь отдельные экземпляры *Dipterocarpus* sp. высотой до 50 м, стволы всех деревьев травмированы при сборе насоки.

Другие исследованные участки находятся в 220 и 400 км к северу от 1-го в среднегорном районе и представляют склоновые деградированные леса. Из-за фактического отсутствия деревьев I и II ярусов, сомкнутость полога нарушена (последствия войны и стихийные вырубки), осадки достигают поверхности почвы, разбивают ее и смывают гумусовый слой. Господствуют вторичные формации: редколесья с лианами и древесно-кустарниковые сообщества. Леса на горных склонах, сложенных гранитоидами, вероятно, уже никогда не смогут возобновиться.

Участок II расположен на склонах плоскогорья Да Лат, поднятых над уровнем моря на 800 м, здесь широко представлен эндемичный вид *Pinus dalatensis* De Ferre No.

Участок III расположен в горном ущелье на высоте около 100 м над ур. м., в 45 км от г. Ня Чанг.

Норма атмосферного увлажнения до 2000 мм характерна для территории I уч.; на III — количество осадков уменьшается, на II — возрастает до 3000 мм, за счет орографических осадков. Продолжительность сухого сезона сильно варьирует и составляет в среднем 6 мес. (Солнцев и др., 1990). Почвы района относят к ферралитным красным лесным. Гумусовый горизонт A_1 маломощный (3—4 см), среднесуглинистый с комковато-зернистой структурой и включениями гравия. Мощность желтоокрашенных элювиального горизонта A_2 и переходного A_2B составляет 12—20 см; иллювиальный горизонт B — мощностью 60—90 см. Плотная глинистая материнская порода представлена бесструктурным мелкоземом красного цвета с высоким содержанием железа.

В работе использованы методические подходы IUBS—ECCE-проекта. Разработанные для лесов Европы системы оценок адаптированы к работе в условиях тропического леса. Унифицированы методы исследования, технология сбора материала и проведения мультиэлементного анализа с соблюдением требований точности на каждом этапе выполнения работ (Второва, Маркерт, 1995). Методика сбора образцов учитывала разнообразие местообитаний: их отбирали в наименее нарушенных экотонах, где условия произрастания (по исследованиям лесоводов) приближены к экологическому и фитоценотическому оптимуму вида. Соблюдение этих правил позволяет при анализе причин варьирования концентраций элементов в растениях вычленить те, которые связаны с состоянием ОС. По аналогии с индикаторным

эффектом, полученным при изучении лишайников и бриофитов в бореальных лесах Европы, в тропических экосистемах особое внимание обращено на эпифитные папоротники, которые также не имеют контакта с почвой и обеспечиваются только минеральными веществами, вымываемыми из крон деревьев атмосферными осадками, и из воздуха.

В лесах отобраны следующие образцы: листья (зеленые и опавшие) и кора эдификатора сообщества — *Dipterocarpus* sp., листья *Pterospermum* sp. (*Sterculiaceae*) и разных видов лиан, хвоя *Pinus dalatensis* (*Pinaceae*), ваи и субстрат *Asplenium nidus* L. (*Aspleniaceae*) и *Platycerium* sp. (*Polypodiaceae*). Химические анализы выполнены в лаборатории Германии (IHI Zittau) разными инструментальными методами: с разложением органического вещества растений (AAS, ICP/AES, ICP/MS) и без него (NAA, EA). Определение содержания As проведено методами: ICP-MS и AAS, Ni — ICP-MS и ICP-OES с использованием электрического атомизатора. Калибровку сигналов приборов, контроль за определением и воспроизводимостью результатов аналитических работ осуществляли с помощью стандартного образца NBS 1572 (листья цитрусовых).

Результаты и обсуждение

Минеральные вещества в растительных организмах регулируют различные внутренние биохимические или физиологические процессы. Включение химических элементов в состав органических соединений активизирует реакции последних и приводит к качественно новым свойствам. Рассмотрим содержание жизненно необходимых элементов в растениях тропических лесных экосистем (табл. 1). Состав фотосинтезирующих органов (листья, хвоя, ваи папоротников) и мертвых фракций (фитодетрит) (кора, опавшие листья, субстрат папоротников) представлен макроэлементами: Ca, Mg, K, Na и микроэлементами (МЭ): Al, As, B, Co, Cu, Fe, Mn, Mo, Ni, Rb, Se, Sr, V, Zn, Ba, Pb, Cr, Cd, Hg (жизненная необходимость последних пяти точно не установлена). Известно, что в течение длительной эволюции растения тропических лесных экосистем приспособились к низкому содержанию оснований в среде. Их состав характеризуется невысокой концентрацией элементов и определяется наряду с геохимическим составом среды и климатическими факторами, прежде всего интенсивным промыванием полога леса осадками и миграционными процессами в почвенной толще (Ковда, 1973). Действительно, в растениях исследованных лесов содержание щелочных и щелочно-земельных элементов (K, Na, Rb, Ba, Ca, Mg) невелико (табл. 1). Сумма содержания Ca, Mg, K в живых фракциях и фитодетрите на I уч. соответственно составила 4.05 и 1.06 %; на II — 2.87 и 1.84 %; III — 3.14 и 4.00 %. Сумма содержания МЭ при этом соответственно равна 0.12 и 0.28 %; 0.11 и 0.36 %; 0.17 и 0.78 %. В живых органах растений содержание макроэлементов по сравнению с МЭ больше на I уч. в 34 раза, на II — 26 и III — 18 раз, в фитодетрите эти различия всего 4—5-кратные. Следовательно, химический состав растений на первых 2 участках леса в большей степени, чем на 3-м, соответствует положению о том, что функционально важным моментом существования лесов тропической зоны является сосредоточение элементов в «живом веществе», защищающем их от выноса осадками (биологический захват, биологический барьер).

Содержание МЭ и их способность к биоаккумуляции растительностью тропических экосистем соответствуют общей тенденции. Такие элементы как Cd, B, Rb, поглощаются чрезвычайно легко, тогда как Ba и Fe лишь слабо доступны растениям (Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989). Как утверждают авторы публикации, в литосфере тяжелых металлов содержится мало, токсикантами они стали благодаря деятельности человека, вызвавшего техногенез, сопровождающийся нарушением природных биогеохимических потоков веществ, при внесении их в виде удобрений и гербицидов. В тропических лесах Вьетнама в составе фотосинтезирующих органов варьирование содержания МЭ в 4 и более раз установлено для 13—43 % элементов, в фитодетрите

ТАБЛИЦА 1

Химический состав растений тропических лесов Южного Вьетнама, мг/кг абс. сухого вещества

Элемент	Участок I							Участок II			Участок III				
	Asplenium nidus		*Platycerium* sp.		*Dipterocarpus* sp.		сухостойное дерево	*Pinus dalatensis*	разные виды деревьев, лиан		*Platycerium* sp.		*Pterospermum* sp.	разные виды деревьев, лиан	
	ваи	субстрат	ваи	субстрат	листья	кора	кора	хвоя	листья	опад	ваи	субстрат	листья	листья	кора
Ca*	2.11	0.74	0.37	0.62	0.27	0.37	10.1	0.49	1.47	1.04	1.7	3.56	1.31	1.85	3.46
Mg*	0.62	0.16	0.32	0.1	0.21	0.37	0.07	0.13	0.43	0.29	0.52	0.17	0.34	0.43	0.28
K*	4.14	0.16	2.59	0.4	0.75	0.27	0.17	0.59	1.42	0.51	1.49	0.11	0.91	1.21	0.41
Al	135	6130	75.5	32600	33.2	5550	96	405	783	1620	66.6	4130	35.3	1890	2730
As	0.09	1.09	0.11	3.07	0.09	0.78	0.09	0.18	0.13	0.36	0.16	0.49	0.33	0.20	0.45
Ba	33.6	54.3	4.76	66	2.42	38.2	69	9	26.5	52.6	141	333	81.1	151.6	2621
B	47.5	9.23	12.5	10	27.8	7.47	25.6	7.49	31.3	24.7	28.3	24	21.3	31.9	18.8
Cd	0.068	0.17	0.032	0.067	0.021	0.059	0.17	0.06	0.07	0.12	0.02	0.11	1.68	1.39	4.32
Cu	4.88	18.8	9.43	17.9	11.1	8.86	2.78	3.87	6.57	5.94	1.97	4.98	8.37	5.48	8.18
Fe	126	3430	104	13200	50.3	2361	53.9	149	107	1010	73.3	2310	67.7	164	1250
Pb	2.58	18.2	3.76	15.1	2.96	5.16	1.68	1.53	0.98	30.5	8.92	6.8	29.7	5.71	502
Mn	1250	503.2	447	169.5	312	374	300	161.3	243	706	167.8	260	34.1	140	201
Hg	0.019	0.177	0.027	0.095	0.024	0.023	0.008	0.02	0.049	0.034	0.04	0.087	0.054	0.06	0.035
Mo	0.039	0.22	0.05	0.43	0.03	0.14	0.09	0.02	0.49	0.25	0.19	0.42	0.47	0.48	0.77
Ni	3.12	8.10	3.10	13.80	2.40	8.71	3.84	0.32	1.10	0.44	0.96	2.60	0.36	1.08	7.00
Rb	107.1	7.9	61.1	31.9	19.3	11.9	3.82	10.2	17.9	9.8	19.1	9.21	24.7	13.8	31.1
Na	125	124	49.2	160	62.3	49.8	62.5	28.4	57.6	73.7	40.8	102	68.6	118	42.3
Sr	40.1	46.9	12	36.9	7.47	21.8	273	15	108	68.7	180	354	222	222	497
V	0.29	9.9	0.13	44.3	0.07	8.15	0.15	0.25	0.43	2.52	0.11	3.71	0.06	0.31	3.05
Zn	40.1	35.7	40.2	24.4	22	6.38	23	37.4	21.8	25.2	21.3	46.2	67.4	25.7	62
Ce	1.7	8.3	0.18	28.7	0.3	3.5	2.48	0.27	0.84	6.64	0.32	7.68	1.41	1.71	4.88
Cr	3.04	10.4	3.8	40.7	1.36	15.7	0.26	0.86	0.48	1.89	0.34	2.28	0.56	1.15	2.98
Co	0.91	2.3	0.42	3.5	0.05	0.41	0.5	0.12	0.1	1.41	0.06	0.62	0.13	0.2	2.24

Примечание. * — данные в %.

для 22—52 % (табл. 1). Отношение максимальных к минимальным концентрациям элементов в живых фракциях растений на разных участках леса составило (раз): I — Co — 18, Ce, Rb, K — 6, Sr — 5, Al, B, Mn, V — 4; II — Mo — 25, Sr — 7, B — 4; III — Cd — 84, Al — 54, V, Pb, Mn, Ce — 5, Cu — 4; в фитодетритных: I — Hg, Ce, Co — 8, Al, Fe, Zn — 6, Mg, V — 5, As, Pb, Rb, Cr — 4; III — Pb — 74, Cd — 39, Ba — 8, Co — 4. Масштабы изменчивости содержания МЭ связаны не только с избирательной поглотительной способностью растений, но и с загрязнением ОС. В исследованных тропических лесах широкое варьирование токсичных тяжелых металлов (Hg, Cu, Ni, Pb, Co, Cd) установлено в растениях на III уч. Можно полагать, что относительная стабильность содержания остальных МЭ в листьях растений тропических лесных экосистем обусловлена их ролью в метаболических процессах, связанных с процессами синтеза органических веществ, и отсутствием их дефицита в почве, в фитодетрите — с минерализацией и загрязнением среды обитания. В целом состав растений современных антропогенно нарушенных лесных экосистем Вьетнама не подтвердил положение о том, что всем ландшафтам влажных тропиков, благодаря повышенной миграционной способности МЭ, свойствен дефицит Cu, Mo, Zn, Co (Ковда, 1973).

Около 50 % МЭ с широким варьированием концентраций приходится на эпифитные папоротники и свидетельствует об их селективном накоплении. В публикациях по обоснованию методов и объектов наблюдений для мониторинга фоновых территорий показано, что элементы с наибольшей амплитудой колебаний концентраций считаются высоко чувствительными к составу геохимического фона и их рекомендовано использовать для мониторинга и оценки состояния ОС (Второва, Скулкин, 1992). В этой связи отметим, что в составе растений тропических экосистем имеется 12 элементов с широким варьированием концентраций, но они не пригодны для мониторинга, поскольку их изменчивость обусловлена не влиянием среды, а процессами выщелачивания (Na, K, Mg, Ba), реутилизации (K, Mg, Cu), явлениями эолового переноса почвенных частиц (Al, Fe, Mn) и проявлением локальных признаков палеосолености (B) и палеоорганогенности (V) почв.

Поиск видов-индикаторов и элементов-индикаторов состояния ОС тропических экосистем Вьетнама для оценки состояния ОС продолжим с помощью известных биогеохимических коэффициентов и показателей.

Коэффициенты относительного содержания химического элемента (КОС) для эпифитных папоротников вычислены по отношению содержания элементов в составе вай и субстратов *Asplenium nidus* и *Platycerium* sp. к тому же показателю в листьях и коре *Dipterocarpus* sp. и отдельно по отношению состава субстратов к ваям (табл. 2). Используя градации коэффициентов как объективные критерии для оценки концентрирования МЭ в составе видов (Ковалевский, 1969), исследованные папоротники и особенно их субстраты по значениям КОС включаются преимущественно в группу растений умеренных (индекс накопления > 4) и интенсивных (индекс > 25) концентраторов МЭ. В составе субстрата эпифитов по сравнению с ваями 39 % элементов имеют слабый эффект накопления (индекс 1—3). Концентрация As, Ni, Hg, Cr, Co, Ce и дополнительно Pb на I уч., Cd — на III, в субстратах эпифитов оказались в 4—30 раз выше, чем в ваях. Высокое содержание Al, Fe, V, Ce в субстратах для первых 3 элементов мы связываем с механическим поступлением почвенных частиц в корзинки эпифитов. Накопление Ce обусловлено тем, что как основной и растворимый редкоземельный элемент, он активно мигрирует в тропических экосистемах и его поступление в ОС тесно связано с деятельностью человека (сжигание древесины для бытовых целей). Эти элементы не могут являться индикаторами состояния ОС.

Показатель биотичности элемента — отношение содержания элемента в живом организме к кларку биосферы и характеризует тесноту биогеохимической связи состава живого организма с биосферой (Глазовский, 1987). Он идентичен коэффициенту биологического поглощения, если расчеты выполнены не на состав почвы, а на кларк биосферы, включающий в себя состав атмосферы, гидросферы,

ТАБЛИЦА 2

Концентрирование микроэлементов в ваях и субстратах *Asplenium nidus* и *Platycerium* sp.

КОС	Сравнение с *Dipterocarpus* sp. Участок I			
	ваи папоротников и листья *Dipterocarpus* sp.		субстраты папоротников и кора *Dipterocarpus* sp.	
	Asplenium nidus	*Platycerium* sp.	*Asplenium nidus*	*Platycerium* sp.
14—18	**Co**, Ba			
8		**Co**	**Hg**	**Ce**, **Co**
6	**Ce**, **Rb**, **Sr**	**Ce**	**Zn**, **Co**	Al, Fe, V
4	Al, V			**As**, **Hg**, **Zn**
3	**Cd**	Cr, **Rb**	**Cd**, **Pb**	Mo, Cr, **Pb**
2	Fe, **Zn**	Fe, **Zn**, **Sr**, V	**Cu**, **Sr**, **Rb**	**Cu**, **Sr**, **Rb**
	Cr, **Cu**	Al, Ba, Mo, **Cd**	Mo, **Ce**, Cr	Ba, **Ni**
1	Mo, **Pb**	**Cu**, **Pb**	Ba, Al, Fe	**Cd**
	As, **Ni**, **Hg**	**As**, **Ni**, **Hg**	**As**, **Ni**, V	

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

КОС	Сравнение состава субстратов и вай папоротников		
	участок I		участок III
	Asplenium nidus	*Platycerium* sp.	*Platycerium* sp.
150—340		V, **Ce**, Fe	Al, V, Fe
35—45	V, Al	Al	
24—28	Fe	**As**	**Ce**
10—15	**As**	Cr, Ba	**Co**, Ba
7—9	**Hg**, **Pb**, **Rb**	Mo, **Co**	Cr
4—6	Mo, **Ce**, **Cu**	**Ni**, **Pb**, **Hg**, **Rb**	**Cd**, **Rb**, **Ni**
2—3	**Cd**, **Ni**, **Co**, Cr, Ba	**Zn**, **Cu**, **Cd**, **Sr**	**Cu**, **As**, **Hg**, Mo, **Zn**, **Sr**
1	**Zn**, **Sr**		**Pb**

Примечание. Жирным шрифтом выделены сравниваемые поллютанты.

почвы и части литосферы. Показатель биотичности прямо пропорционален интенсивности поглощения элементов. Видовой же состав и абсорбция мигрирующих в атмосфере поллютантов обусловлены наличием физиологического предела накопления и избирательностью поглощения элементов растениями, что снижает или повышает его значения показателя. Значения показателя биотичности элементов в растениях тропических лесных экосистем колеблятся от 0.0004 (Co, Al, V) до 16 (B). Распределение МЭ в соответствии с ними представлены в табл. 3. Для сравнения здесь же приведены данные о распределении элементов в растениях биосферы в целом. Известно, что элементы, со значениями 0.3 и выше (интенсивного и весьма интенсивного поглощения) играют наибольшую роль в биогеохимическом круговороте веществ и биогенной миграции в ландшафте, роль остальных элементов менее существенна (Ковалевский, 1969; Второва, 1993). С учетом роли элементов в выполнении физиологических функций в жизни растений и их миграционной активности, материалы табл. 3 показали, что можно использовать для оценки состояния ОС тропических экосистем содержание Hg, Zn, Rb, Cu, Ni, Ce, Cd, Pb, Sr, Co.

ТАБЛИЦА 3

Аккумуляция элементов в папоротниках и древесных породах тропических лесов по показателю биотичности

Степень накопления	Показатель биотичности	*Asplenium nidus*	*Platycerium* sp.	*Pinus dalatensis*	*Dipterocarpus* sp.	Растения биосферы в целом*
		B				**Cd**
	10.0					
		K Mn	B K	B	B	B Br, Cs **Rb**
	1.0					
Сильная		**Zn** Ca **Rb**, Mg **Hg**, **Pb**	**Zn** Mn, **Hg** **Rb** Ca, **Pb**, Mg	**Zn** Mn, **Hg** K **Pb**, **Cu**, Mg	**Zn** K Mn, Ca	**Zn**, Mo **Cu**, **Hg**, **Pb** **Sr**, Ag, Te **As**, **Co**, Ge
	0.1					
Средняя		**Sr** **Cu**, Ba **Ni**, **Co** **As**, **Cd** Cr, Mo	**Ni** **Sr** **As**, **Cd** Cr, Mo **Co**, **Cu**	**Rb** Ca **Ni** **Sr**, **As** Mo, **Cd**	**Pb**, Mg **Cu**, **Rb** **As**, **Sr** **Hg**, B **Cd**	Mn, **Ni** Li, F V, I Cr, Be Sb
	0.01					
Слабая		Na Fe, V, **Ce** Al	Ba, **Ce** Na Fe	Cr, **Ce** Ba, Na **Co**, Fe	**Ce**, Mo, **Ni** Al, Cr, **Co** Fe, V, Na	Se, Fe, Ga Bi, Zr, Sc Tl, Ba
	0.001					
			Al V	V Al		

Примечание. * — относительно почвы (по: Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989); жирным шрифтом выделены сравниваемые поллютанты.

Специальная мера видового и экологического разнообразия (ρ) успешно применяется для задач количественной таксономии (Василевич, 1969) и вслед за А. А. Титляновой (1972) использована нами ранее для поиска индивидуальных и экологических различий в химическом составе растений аридной зоны (Второва, 1993). Исследованы все виды по 2 совокупностям концентраций элементов: ρ_I, включающая преимущественно макроэлементы — Ca, Mg, K, Al, Ba, Fe, Mn, Na, Sr, Zn, и ρ_{II}, включающая только МЭ — As, Cu, Pb, Mo, Ni, Rb, Ce, V, Cr, Co, Cd (формула расчета представлена в указанных публикациях). Значения меры видового разнообразия тем выше, чем больше различаются концентрации элементов у сравниваемых видов (табл. 4). Для каждой пары выявлены элементы, определяющие размерность коэффициента и приобретающие, таким образом, экологическую значимость: для ρ_I таковыми оказались элементы с разностью концентраций, равной 100—10000 мг/кг, для ρ_{II} — 1—20 мг/кг. В группу образцов с показателями $\rho_I < \rho_{II}$ вошли преимущественно растения из тропических лесов среднегорья с экологически значимыми концентрациями Zn, Cu, Pb, Rb, Ni, Cr. В группу с $\rho_I > \rho_{II}$ объединились образцы равнинных лесов с экологически значимым содержанием K, Ca, Mg, Ba, Mn, Al, Fe, Sr, Zn.

Результаты расчетов (табл. 4) подтверждают зависимость содержания элементов в растениях от экологических факторов: в лучших условиях произрастания (уч. I) различия в составе разных видов больше, чем в худших (II, III). Большая изменчивость содержания макроэлементов в составе тропических растений характерна для равнинных лесов, являющихся биологическим барьером, широкое варьирование концентраций МЭ типично для растений лесов среднегорий, сильно нарушенных антропоген-

ТАБЛИЦА 4

Экологические меры различия для 2 совокупностей элементов в фотосинтезирующих органах растений тропических лесов

Сравниваемые виды растений	Участок	Мера экологического разнообразия		Элементы с наибольшей экологической значимостью
		ρ_I	ρ_{II}	
Platycerium sp.	III	0.096	0.250	Zn
Лианы (разные виды)	II			Cu, Pb
Asplenium nidus	I	0.234	0.558	Rb, Pb, Cu, Zn
Platycerium sp.	III			Cr, Ni
Лианы (разные виды)	II	0.104	0.133	Zn
Лианы (разные виды)	III			Pb, Cu
Dipterocarpus sp.	I	0.180	0.174	Al, Ca, Fe, Ba, Mn
Лианы (разные виды)	II			Cu, Pb, Rb, Ni, Zn
Dipterocarpus sp.	I	0.358	0.391	Ca, Mg, Mn, Sr, Zn
Pterospermum sp.	III			Pb, Rb, Cu, Ni, Cd
Asplenium nidus	I	0.307	0.088	
Platycerium sp.	I			K, Ca, Mg, Mn
Dipterocarpus sp.	I	0.463	0.276	
Лианы (разные виды)	III			Al, Ca, Ba, Fe, Sr
Platycerium sp.	I	0.307	0.202	Zn
Platycerium sp.	III			K, Ca, Mg, Mn, Sr

Примечание. ρ_I — вычислено по совокупности макроэлементов и отдельных МЭ с более высокими концентрациями: Ca, Mg, K, Al, Ba, Fe, Mn, Na, Sr, Zn; ρ_{II} — только МЭ: As, Cu, Pb, Mo, Ni, Rb, V, Ce, Cr, Co, Cd.

ным воздействием. Следовательно, значения содержания МЭ в растениях уч. III можно использовать в качестве индикаторов состояния ОС.

Норма содержания элементов — пределы концентраций элементов, способствующие осуществлению нормальной регуляции функций живых организмов. Важной характеристикой в определении чувствительности организмов к составу ОС являются значения пороговых концентраций (дефицит—избыток), в интервале которых заключена норма. Полученные данные о химическом составе растений тропических экосистем позволяют оценить содержание элементов для растений и сравнить с их известными нормами (Ковалевский, 1969; Ковалевский, 1974; Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989). Данные табл. 5 показали, что пределы концентраций элементов в фотосинтезирующих органах растений лесных тропических экосистем совпали с фоновыми уровнями и нормой содержания для Ba, Fe, Hg, Sr, Co, ниже нормы — Mo, V, выше — As, B, Cu, Mn, Ni, Zn, Ce. Анализ содержания элементов в эпифитных папоротниках (в табл. 5 они отмечены *) выявил элементы-индикаторы загрязнения среды исследованных местообитаний. Элементами-индикаторами на I уч. являются As, B, Cu, Mn, Ni, Zn, Ce, Rb, Cr, на III — As, B, Cu, Mn, Ni, Zn, Ce, Cd, Pb. Химический состав *Asplenium nidus* и *Platycerium* sp. полностью соответствует требованиям, предъявляемым к тест-объектам для мониторинга и наблюдений за состоянием ОС.

Взаимодействие концентраций химических элементов-антагонистов в растениях тропических экосистем. Концентрации элементов в составе растений взаимосвязаны в метаболических функциях, и их адекватное соотношение является необходимым условием нормального роста и развития организмов. В составе всех растений биосферы наибольшее число антагонистических реакций наблюдается для Fe, Mn, Cu, Zn, Cr, Mo, эти же элементы являются

ТАБЛИЦА 5

Диапазон изменчивости содержания микроэлементов в фотосинтезирующих органах растений тропических лесов и фоновые уровни содержания элементов, мг/кг

Элемент	Участок леса			Фоновые уровни		Достаточная или нормальная
	I	II	III	листья растений	только бобовые	
As	**0.09—0.11***	**0.13—0.18**	**0.16*—0.33**	**280—300****	**20—160****	**9**—1.5**
Ba	2.42—33.6*	9—26.5	81.1—151.6	132—180	140—200	1—198
B	**12.5*—47.5***	**7.49—31.3**	**21.3—31.9**	**1.0—20**	**1.3—16.0**	—
Cd	0.021—0.068*	0.06—0.07	**0.02*—1.68**	**0.07—0.27**	**0.08—0.3**	—
Cu	**4.88*—11.1**	**3.87—6.57**	**1.97—8.37**	**1.1—15.0**	**4.2—24.0**	**2—5**
Fe	50.3—126*	107—149	67.7—164	40—260	60—350	—
Pb	2.58*—3.76*	0.98—1.53	**5.71—29.7**	**1—5.6**	**1.6—4.7**	—
Mn	**312—1250***	**161.3—243**	**34.1—167.8***	**17—334**	**25—119**	**15—25**
Hg	**0.019*—0.027***	**0.02—0.049**	**0.04*—0.06**	**2.6—86****	**1—100****	—
Mo	*0.03—0.05**	*0.02—0.49*	*0.19*—0.48*	*0.33—1.5*	*5—27*	*0.03—0.15*
Ni	**2.40—3.12***	**0.32—1.10**	**0.36—1.08**	**0.1—1.7**	**1.2—2.7**	—
Rb	**19.3—107.1***	10.2—17.9	13.8—24.7	—	**20—70**	—
Sr	7.47—40.1*	15—108	180*—222	6—37	219—662	—
V	*0.07—0.29**	*0.25—0.43*	*0.06—0.31*	*180—420***	*0.4—2.7*	—
Zn	**22—40.2***	**21.8—37.4**	**21.3*—67.4**	**12—47**	**24—45**	**10—20**
Ce	**0.3—1.7***	**0.27—0.84**	**0.32*—1.71**	—	**2—50****	—
Cr	**1.36—3.8***	0.48—0.86	0.34*—1.15	**1—1.5**	—	—
Co	**0.05—0.91***	**0.10—0.12**	**0.06*—0.2**	**8—100****	**0.1—0.57**	**0.08—0.1**

Примечание. * — концентрация элемента в ваях эпифитов; ** — содержание элемента в мкг/кг; жирным шрифтом выделены элементы с концентрациями в тропических растениях преимущественно выше фоновых, курсивом — ниже.

ключевыми в физиологических процессах (Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989). В табл. 6 представлено распределение растений тропических экосистем в соответствии со значениями нормы в соотношениях концентраций семи пар элементов-антагонистов: Zn/As, Fe/Zn, Fe/Cr, Fe/Mn, Cd/Zn, Cu/Mo, Ni/Fe (расчеты нормы выполнены по данным табл. 5). Взаимодействия между МЭ, наблюдающиеся в фотосинтезирующих органах растений, показывают, насколько сложны эти процессы и динамичны по местообитаниям. Как видно (табл. 6), бóльшая часть образцов исследованных растений расположена выше черты, выделяющей норму соотношения, в них отмечены повышенные концентрации Ni, Cd, Fe, Cu, Zn. Примерно пятая часть образцов расположена под чертой с нормой и характеризуется пониженным содержанием указанных элементов или избытком Cr, As, Mn, Mo. Значения соотношений элементов-антагонистов по экотопам показывают, что норме на I уч. леса соответствует 38 % образцов, выше нормы 48 %, и обратную картину демонстрируют данные на остальных участках, где в норме и выше ее обнаружено иное число образцов: II — 22 и 64 %; III — 29 и 62 %. Разные тенденции в характере взаимодействий между МЭ на исследованных участках леса свидетельствуют о том, что обменные реакции, происходящие в среде, окружающей корни, и влияющие на потребление МЭ корнями, по-видимому, связаны непосредственно с состоянием ОС.

Анализ показателей соотношений Cd/Zn, Zn/As, Ni/Fe для лесных экосистем Южного Вьетнама наиболее актуален. Известно, что синергизм или антагонизм между катионами Zn и Cd контролируется соотношением элементов в среде обитания и связан с замещением Zn на Cd в процессе поглощения (Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989). Для исследованных растений значения Cd/Zn и Zn/As отклонялись от нормы за счет избытка Cd во всех образцах на III уч. и избытка As — в составе всех растений лесных экосистем. Известно также, что характер соотношения Ni и Fe в

ТАБЛИЦА 6

Распределение растений тропических экосистем в соответствии со значениями нормы соотношений концентраций элементов-антагонистов

Zn/As	Fe/Zn	Fc/Cr	Cd/Zn	Ni/Fe	Fe/Mn	Cu/Mo
27—88	0.9—1.1	29—84	0.001—0.002	0.003—0.04	0.44—1.45	25—30
I. Aspl.						
I. Pl	**III. Pl**					
I. Dip	II. L					
II. Pin	II. Pin	II. L				
III. Pt	III. L	**III. Pl**				I. Dip
II. L	**I. Pl**	II. Pin	III. L		III. Pt	II. Pin
III. Pl	**I. As**	III. L	III. Pt	**III. Pl**	III. L	**I. Pl**
III. L	I. Dip	III. Pt	II. L	I. Dip	II. Pin	**I. As**
	III. Pt	**I. As**	II. Pin	**I. Pl**	II. L	III. Pt
		I. Pl	**I. As**	**I. As**	**III. Pl**	II. L
		I. Dip	**III. Pl**	II. L	**I. As**	III. L
			I. Pl	III. L	**I. Pl**	**III. Pl**
			I. Dip	III. Pt	I. Dip	
				II. Pin		

Примечание. Образцы растений с нормой соотношений концентраций элементов-антагонистов обведены чертой. Выше нее расположены образцы с превышением концентраций Ni, Cd, Fe, Cu, Zn, ниже — с их недостатком или избытком Cr, As, Mn, Mo. Жирным шрифтом выделены образцы эпифитов. **Aspl.** — *Asplenium nidus*, **Pl** — *Platycerium* sp., **Dip** — *Dipterocarpus* sp., L — лианы, Pt — *Pterospermum* sp., Pin — *Pinus dalatensis*. I, II, III — уч. леса.

большей степени определяет степень токсического воздействия Ni на растительные организмы, чем повышенные концентрации этих элементов в их составе. Благодаря избытку Ni в исследованных растениях значения Ni/Fe оказались выше нормы на III уч. Из этого следует, что в тропических лесах Южного Вьетнама можно ожидать положительного эффекта от агрохимических мероприятий по связыванию избытка As и Cd препаратами цинка, а Ni — соединениями Fe.

В заключение подчеркнем, что данные мультиэлементного анализа растений лесных тропических экосистем Южного Вьетнама свидетельствуют о сильном загрязнении ОС. Элементами-индикаторами, характеризующими ее состояние, являются As, Cd, Cr, Cu, Hg, Ni, Pb, V, Zn. Абсолютное их содержание в фотосинтезирующих органах растений (за исключением Pb на I и II уч. и Ni — на всех) и особенно в фитодетрите оказалось выше тех значений, которые установлены в растениях бореальной зоны Восточной Европы, и по отдельным показателям на уч. III совпадает со значениями для промышленных районов Европы (Markert, Wtorova, 1992; Второва, Маркерт, 1995). Загрязнение ОС во Вьетнаме связано прежде всего с широким применением химической мелиорации при уходе за растениями и с биотрансформацией препаратов, привнесенных в годы войны с «Голубым агентом», включавшем As. В современных условиях следы «захвата» биотой As — ингибитора обмена веществ, отчетливо прослеживаются в составе автотрофов всех исследованных участков леса. Химическое загрязнение ОС имеет тенденцию к увеличению, поскольку сельскохо-

зяйственное производство страны обеспечивает более 60 % национального дохода и в сельской местности проживает более 80 % населения (Солнцев и др., 1990).

Учитывая роль тропических лесов в биосфере, изложенные материалы должны привлечь внимание исследователей к разработке технологии мониторинга и организации наблюдений в лесных экосистемах тропической зоны. Благодаря универсальности поставленных задач информация, поступающая с данными мультиэлементного анализа растений, может быть использована для разных типов мониторинга, прогнозирования развития экосистемных изменений и защиты ОС.

Исследование индикаторных признаков элементного состава растений тропических лесных экосистем Южного Вьетнама позволяет сделать следующие выводы.

1. Связь аккумуляции элементов в растениях с состоянием ОС хорошо выражена в каждом экотопе исследованных тропических экосистем. Основными загрязнителями среды являются As, Hg, Zn, Rb, Cu, Ni, Ce, Cd, Pb, Sr, Co, типичными для растений биосферы в целом оказались концентрации Ca, Mg, K, Al, Ba, B, Fe, Mn, Mo, Na, V, Cr.

2. Высокое содержание макроэлементов и широкое варьирование концентраций МЭ в растениях характерно для менее деградированных равнинных тропических лесов, что свидетельствует об их удержании в биомассе растений (биологический барьер). Для вторичных тропических лесов среднегорий, в большей степени испытывающих антропогенный пресс, на фоне пониженного содержания макроэлементов характерны меньшая изменчивость концентраций поллютантов и более высокие их значения. Мультиэлементный анализ зафиксировал нарушение баланса взаимодействия элементов-антагонистов.

3. Эпифитные папоротники *Asplenium nidus* и *Platycerium* sp. могут служить индикаторами состояния ОС, поскольку концентрации МЭ в субстратах папоротников в 4—30 раз превышают таковую в ваях и листьях эдификатора сообщества. Элементами-индикаторами состояния ОС являются As, Ni, Hg, Cr, Co, Pb, Cd.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 98-04-49148).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Василевич В. И. Статистические методы в геоботанике. Л., 1969. 232 с.

Второва В. Н. Изменчивость элементного состава у представителей родов *Populus*, *Lycium* и *Tamarix* на засоленных почвах // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 8. С. 17—33.

Второва В. Н., Маркерт Б. Мультиэлементный анализ растений лесных экосистем Восточной Европы // Изв. РАН. Сер. биол. 1995. № 4. С. 447—454.

Второва В. Н., Скулкин В. С. Обоснование методов и объектов мониторинга по химизму растений // Экология. 1992. № 4. С. 28—37.

Глазовский Н. Ф. Биогеохимический круговорот химических элементов и подходы к его изучению // Биогеохимический круговорот веществ в биосфере. М., 1987. С. 56—64.

Кабата-Пендиас А., Пендиас Х. Микроэлементы в почвах и растениях. М., 1989. 436 с.

Ковалевский А. Л. О биогеохимических параметрах растений и некоторых особенностях изучения их // Биогеохимия растений. Улан-Уде, 1969. С. 195—214.

Ковалевский В. В. Геохимическая экология. М., 1974. 298 с.

Ковда В. А. Основы учения о почвах. М., 1973. Ч. 1. 444 с.

Солнцев В. Н., Нгуен Куанг Ми, Фам Куанг Ань. Современные ландшафты Вьетнама и проблемы их использования // Природа и ресурсы. 1990. Т. 26. № 3—4. С. 33—44.

Титлянова А. А. О химическом элементарном составе некоторых видов *Artemisia* // Бот. журн. 1972. Т. 57, № 4. С. 469—481.

Element concentration cadasters in ecosystems, methods of assessment and evaluation // Ed. H. Lieth, B. Markert. Weinheim, 1990. 448 p.

Markert B. Instrumental Element and Multi-element Analysis of Plant Samhles. Weinheim, 1996. 296 p.

Markert B., Wtorova W. Inorganic chemical investigations in the Forest Biosphere Reserve near Kalinin, USSR. III: Comparison of the multi-element budget with a forest ecosystem in Germany — aspects of rejection, indication and accumulation of chemical elements // Vegetatio. 1992. N 98. P. 43—56.

Институт проблем экологии и эволюции
им. А. Н. Северцова РАН
Москва

Получено 10 III 1999

SUMMARY

Concentration variability of 23 elements in plants of disturbed tropical forest ecosystems was investigated in South Vietnam basing on multi-element analysis. The environment state is characterized by the elevated concentrations of As, Cd, Cr, Cu, Hg, Ni, Pb, V and Zn. Epiphytic ferns *Asplenium nidus* L. and *Platicerum* sp. are shown to be environment state indicators for tropical ecosystems monitoring since they accumulate As, Ni, Hg, Cr, Co, Pb, and Cd from 4 to 30 times as much as the leaveas of *Dipterocarpus* sp., the edificator of forest communities in South Vietnam. The multi-element analysis has revealed the changes in the correlation between the elements-antagonists in plants.

УДК 581.524.34; 581.553

Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 6

© И. В. Блинова

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ НЕКОТОРЫХ ОРХИДНЫХ НА НАРУШЕННЫХ МЕСТООБИТАНИЯХ В МУРМАНСКОЙ ОБЛАСТИ

I. V. BLINOVA. THE ONTOGENETIC STRUCTURE OF SOME ORCHID POPULATIONS IN DISTURBED HABITATS IN THE MURMANSK REGION

Рассматривается динамика онтогенетических спектров популяций трех видов корнеклубневых орхидных — *Platanthera bifolia, Dactylorhiza maculata, Gymnadenia conopsea* — на нарушенных местообитаниях в течение 3 лет.

Ключевые слова: структура популяций, *Orchidaceae*, Мурманская обл., нарушенные местообитания.

Изучение развития популяций редких видов растений на нарушенных местообитаниях представляет особый интерес: данная работа посвящена изучению динамики онтогенетических спектров 3 видов орхидных антропогенно-нарушенных участков.

Материал и методика

Работа проводилась в 1992—1994 гг. в центральной части Мурманской обл. вблизи г. Апатиты. Объектами исследования послужили корнеклубневые виды орхидных *Platanthera bifolia*, *Dactylorhiza maculata*, *Gymnadenia conopsea*. Для наших исследований было выбрано 2 типа нарушенных местообитаний — локальная вырубка и просека вдоль линии электропередач. Были заложены постоянные площадки и сделаны геоботанические описания. На площадках подробно описан травяно-кустарничковый ярус, определено покрытие (ПП) и коэффициент встречаемости ($K_{встр}$) каждого вида. Латинские названия сосудистых растений приведены по С. К. Черепанову (1981), мохообразных — по М. С. Игнатову, О. М. Афониной (1992), Н. А. Кон-

стантиновой и др. (1992). Внутри большой площади (100—140 м²), закладывали 5—10 площадок меньшей величины (0.25 × 0.25 м²) с *Platanthera bifolia*, *Dactylorhiza maculata*, *Gymnadenia conopsea*. Все особи на площадках регистрировались с учетом их онтогенетического состояния, определение которого проводили согласно общепринятым методикам (Работнов, 1947, 1950а, б; Ценопопуляции..., 1976, 1988; Уранов, 1977) с учетом имеющихся разработок для орхидных (Вахрамеева, Денисова, 1983).

Ценотические характеристики сообщества просеки и участка леса с вырубкой, а также встречаемость и проективное покрытие в них видов растений приведены в табл. 1, 2. Популяции орхидных распространены большей частью в восточной и юго-восточной частях вырубки и на границе с лесом (рис. 1). Популяции встречаются случайно вдоль всей просеки. Для наземного яруса характерно сочетание трав (*Cirsium heterophyllum*, *Bartsia alpina*, *Potentilla erecta*, *Lerchenfeldia flexuosa*, *Geranium sylvaticum*, *Luzula pilosa*, *Melampyrum sylvaticum*) и кустарничков (*Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium uliginosum*).

Результаты и обсуждение

Возрастной спектр популяции показывает соотношение групп особей, находящихся на разных стадиях онтогенетического развития. В ценопопуляциях корнеклубневых орхидных (*Dactylorhiza maculata*, *Gymnadenia conopsea*, *Platanthera bifolia*) представлены особи следующих онтогенетических состояний: проростки (*p*), ювенильные растения (*j*), имматурные растения (*im*), взрослые вегетативные растения (*v*), генеративные растения (*g*). Особи постгенеративного периода в ценопопуляциях не обнаружены. Таким образом, популяции исследованных видов орхидных — неполночленные, гомеостатические.

Расемотрим динамику возрастных спектров изученных ценопопуляций в 1992—1994 гг.

Ценопопуляция *Platanthera bifolia*

Травяно-кустарничковое сообщество на вырубке (табл. 2, V; рис. 2, А)

В 1992 г. спектр правосторонний с большой долей генеративных растений. Процент особей в молодых группах возрастал последовательно к имматурному состоянию, отмечена небольшая «волна возобновления». В 1993 г. спектр представлен в виде двувершинной кривой с максимальным числом ювенильных и вегетативных растений (возможно, за счет перехода проростков и генеративных растений соответственно в эти группы). В 1994 г. спектр становится снова правосторонним с максимумом генеративных растений и зарегистрирована «волна возобновления». В этом же году отмечено большое число проростков (16.4 %) и значительное уменьшение числа ювенильных растений. Соотношение вегетативной и генеративной групп было сходно с 1992 г., т. е. преобладание генеративных особей.

Ценопопуляция *Gymnadenia conopsea*

Кустарничково-травяное сообщество на просеке (табл. 1, рис. 2, Б)

В 1992 г. спектр представлял собой двувершинную кривую с максимумом ювенильных и генеративных растений. В этом же году был высок процент проростков (10.9 %) и зарегистрирована «волна возобновления». В 1993 г. спектр стал правосторонним с преобладанием вегетативных растений. Также отмечено отсутствие проростков и уменьшение числа генеративных растений. В 1994 г. спектр снова выглядел как двувершинная кривая. Для спектра этого года была характерна «волна возобновления» с большим числом проростков (20.6 %). Соотношение вегетативной и генеративной групп было близко к таковому в 1992 г.

Травяно-кустарничковое сообщество на вырубке (табл. 2, V, рис. 2, Б)

В 1992 г. спектр был правосторонним со значительным преобладанием генеративных растений, численность всех других групп была невелика. В 1993 г. спектр представлял собой двувершинную кривую с максимумом ювенильных, вегетативных и генеративных растений. В 1994 г. спектр сохранился правосторонним. Для этого года в спектре отмечено значительное число (39.3 и 50 %) вегетативной и генеративной групп.

ТАБЛИЦА 1

Ценотические характеристики видов в растительных сообществах с орхидными на просеке в сосняке вдоль линии электропередач

Параметры	Вторичный березняк кустарничково-травяной			
	голубично-луговиковый с *Dactylorhiza maculata*		голубично-лапчатковый с *Gymnadenia conopsea*	
Общее проективное покрытие (ОПП), %	80.0		88.0	
Почвы	торфянистые			
pH почвы, 1 — водная (H_2O), 2 — солевая (KCl)	5.56(1)	5.04(2)	5.93(1)	5.19(2)
Высота травяно-кустарничкового покрова	10—60 см		5—60 см	
	$K_{встр.}$	ПП	$K_{встр.}$	ПП
Деревья				
Betula subarctica Orlova	+		+	
Salix caprea L.	+		—	
Кустарники				
Betula nana L.	+		+	
Salix sp.	+		—	
Кустарнички				
Andromeda polifolia L.	—	—	0.4	1.0
Empetrum hermaphroditum Hagerup	0.2	5.0	0.6	1.0
Ledum palustre L.	—	—	0.2	1.0
Linnaea borealis L.	0.2	1.0	—	—
Vaccinium myrtillus L.	—	—	0.1	1.0
V. uliginosum L.	0.4	5.0	1.0	7.6
V. vitis-idaea L.	—	—	0.8	1.0
Травы				
Angelica sylvestris L.	0.2	5.0	0.2	1.0
Bartsia alpina L.	0.4	5.0	0.8	3.3
Carex cinerea Poll.	0.2	5.0	—	—
C. rariflora (Wahlenb.) Smith	0.2	1.0	—	—
Cirsium heterophyllum (L.) Hill.	0.4	22.5	0.8	6.3
Dactylorhiza maculata (L.) Soo	1.0	2.1	0.2	1.0
Deschampsia cespitosa (L.) Beauv.	—	—	0.8	5.5
Euphrasia frigida Pugsl.	0.2	1.0	0.2	1.0
Festuca ovina L.	0.4	1.0	—	—
Geranium sylvaticum L.	0.2	1.0	1.0	11.0
Gymnadenia conopsea (L.) R. Br.	0.4	1.0	1.0	2.6
Hieracium sp.	0.8	4.3	0.8	2.0
Lerchenfeldia flexuosa (L.) Schur	0.2	60.0	0.2	5.5
Luzula pilosa (L.) Willd.	0.8	2.0	1.0	3.4
Melampyrum sylvaticum L.	0.4	1.0	0.2	1.0
Melica nutans L.	0.4	1.0	—	—
Parnassia obtusiflora Rupr.	0.2	1.0	—	—
Pinguicula alpina L.	0.2	5.0	—	—
Polygonum viviparum L.	0.8	1.0	0.6	1.0
Potentilla erecta (L.) Raeusch.	0.6	38.3	1.0	18.2
Pyrola media Sw.	0.4	1.0	—	—
Ranunculus acris L.	0.2	20.0	—	—
Rhinanthus minor L.	—	—	0.2	1.0

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Параметры	Вторичный березняк кустарничково-травяной			
	голубично-луговиковый с *Dactylorhiza maculata*		голубично-лапчатковый с *Gymnadenia conopsea*	
Общее проективное покрытие (ОПП), %	80.0		88.0	
Почвы	торфянистые			
pH почвы, 1 — водная (H_2O), 2 — солевая (KCl)	5.56(1)	5.04(2)	5.93(1)	5.19(2)
Высота травяно-кустарничкового покрова	10—60 см		5—60 см	
	$K_{встр.}$	ПП	$K_{встр.}$	ПП
Saussurea alpina (L.) DC.	—	—	0.2	1.0
Taraxacum lapponicum Kihlm. ex Hand. Mazz.	0.2	5.0	—	—
Trifolium repens L.	0.2	10.0	—	—
Trientalis europaea L.	0.2	1.0	—	—
Tofieldia pusilla (Michx.) Pers.	0.2	5.0	—	—
Папоротниковидные				
Selaginella selaginoides (L.) C. Mart.	—	—	0.6	3.7
Хвощевидные				
Equisetum pratense L.	0.4	3.0	—	—
E. variegatum Schleich. ex Web. et Mohr	—	—	—	—
Мохообразные	0.8	46.3	1.0	49.2
Aulacomnium palustre (Hedw.) Schwaegr.	0.8		0.8	
Blasia pusilla (L.) Dun.	0.2		—	
Bryum pseudotriquetrum (Hedw.) Gaertn. et al.	—		0.2	
Bryum sp.	0.2		—	
Campylium stellatum (Hedw.) C. Jens.	0.6		—	
Cephalozia bicuspidata (L.) Dum.	—		0.2	
Dicranella sp.	0.2		—	
Dicranum bonjeanii De Not.	—		0.4	
Hylocomium splendens (Hedw.) Schimp. in B. S. G.	—		0.8	
Nardia geoscyphus (De Not.) Lindb.	0.2		—	
Pellia neesiana Limpr.	0.2		—	
Plagiomnium ellipticum (Brid.) T. Kop.	—		0.4	
Pleurozium schreberi (Brid.) Mitt.	0.2		0.2	
Philonotis seriata Mitt.	0.2		—	
Plectocolea hyalina (Lyell) Mitt.	0.2		—	
Polytrichum commune Hedw.	0.2		—	
Scapania irrigua (Nees) Nees	0.2		—	
Scapania sp.	0.2		0.2	
Sphagnum angustifolium (Russ. ex Russ.) C. Jens	0.4		—	
S. russowii Warnst	0.4		—	
S. capillifolium (Ehrh.) Hedw.	—		0.4	
S. warnstorfii Russ.	—		0.2	
Tomenthypnum nitens (Hedw.) Loeske	0.8		—	

Примечание. $K_{встр.}$ — коэффициент встречаемости, ПП — проективное покрытие.

ТАБЛИЦА 2

Ценотическая характеристика сосняка травяно-кустарничкового (I—IV) и вырубки (V)

Параметры	Участки растительного сообщества				
	I	II	III	IV	V (вырубка)
Общее проективное покрытие (ОПП), %	90.0	100.0	90.0	90.0	80.0
Формула состава древостоя: I ярус II ярус	10 С 7С 3Б+Е+О	6С 4Б	5С 5Б	10 С 8С 2Б+Е	—
Сомкнутость крон	0.2	0.3	0.1	0.3	—
Подрост	Е, Б, Р	Е, Б, С, Р	С, Б, И	Е, С, Б	Б, И, О
Особенности рельефа	высокие, до 1 м, кочки	кочковатость плохо выражена	кочки до 50 см, далеко друг от друга	крупные, до 2—3 м диаметром, кочки и 0.5 м высотой	рельеф относительно ровный
Почвы	торфянисто-подзолистые				торфянистые
Высота травяно-кустарничкового яруса	10—100 см	10—30 см	10—20 см	10—70 см	10—70 см
Деревья					
Alnus kolaënsis Orlova	—	—	—	—	+
Betula subarctica Orlova	+	+	+	+	+
Picea obovata Ledeb.	+	+	+	+	+
Pinus friesiana Wichura	+	+	+	+	—
Salix caprea L.	—	—	+	+	+
Sorbus gorodkovii Pojark.	—	—	+	+	+
Кустарники					
Juniperus sibirica Burgsd.	+	+	+	—	—
Salix myrsinites L.	+	—	—	—	+
Salix sp.	+	—	+	+	—
Кустарнички (ПП %)					
Andromeda polifolia L.	—	—	1.0	—	1.0
Calluna vulgaris (L.) Hull.	—	—	15.0	—	3.0
Empetrum hermaphroditum Hagerup	1.0	3.0	10.0	5.0	3.0
Ledum palustre L.	3.0	3.0	10.0	—	1.0
Linnaea borealis L.	1.0	1.0	1.0	—	—
Oxycoccus microcarpus Turcz. ex Rupr.	—	—	1.0	1.0	1.0
Vaccinium myrtillus L.	3.0	5.0	—	5.0	3.0
V. vitis-idaea L.	3.0	5.0	1.0	1.0	—
V. uliginosum L.	3.0	5.0	10.0	—	3.0
Травы (ПП %)					
Angelica sylvestris L.	4.0	5.0	—	—	—
Bartsia alpina L.	—	—	—	1.0	1.0
Calamagrostis epigeios (L.) Roth	10.0	—	—	3.0	5.0
Carex vesicaria L.	—	—	—	1.0	—
C. cinerea Poll.	1.0	—	1.0	1.0	1.0
Cirsium heterophyllum (L.) Hill.	15.0	5.0	1.0	1.0	5.0
Chamerion angustifolium (L.) Holub.	—	5.0	3.0	—	5.0
Coeloglossum viride (L.) C. Hartm.	1.0	—	1.0	—	—

Параметры	Участки растительного сообщества				
	I	II	III	IV	V (вырубка)
Общее проективное покрытие (ОПП), %	90.0	100.0	90.0	90.0	80.0
Формула состава древостоя: I ярус II ярус	10 С 7С 3Б+Е+О	6С 4Б	5С 5Б	10 С 8С 2Б+Е	—
Сомкнутость крон	0.2	0.3	0.1	0.3	—
Подрост	Е, Б, Р	Е, Б, С, Р	С, Б, И	Е, С, Б	Б, И, О
Особенности рельефа	высокие, до 1 м, кочки	кочковатость плохо выражена	кочки до 50 см, далеко друг от друга	крупные, до 2—3 м диаметром, кочки и 0.5 м высотой	рельеф относительно ровный
Почвы	торфянисто-подзолистые				торфянистые
Высота травяно-кустарничкового яруса	10—100 см	10—30 см	10—20 см	10—70 см	10—70 см
Dactylorhiza maculata (L.) Soo	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0
Eriophorum polystachion L.	—	—	—	1.0	—
Epilobium palustre L.	1.0	—	1.0	—	1.0
Euphrasia frigida Pugsl.	1.0	—	—	—	1.0
Hieracium sp.	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0
Geranium sylvaticum L.	3.0	5.0	1.0	5.0	5.0
Geum rivale L.	—	1.0	—	—	1.0
Gymnadenia conopsea (L.) R. Br.	1.0	—	—	—	1.0
Lerchenfeldia flexuosa (L.) Schur	1.0	1.0	1.0	—	1.0
Listera cordata (L.) R. Br.	1.0	—	1.0	—	1.0
L. ovata (L.) R. Br.	1.0	—	—	—	—
Luzula pilosa (L.) Willd.	1.0	—	1.0	—	—
Melampyrum sylvaticum L.	1.0	—	1.0	1.0	1.0
M. pratense L.	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0
Melica nutans L.	—	1.0	1.0	1.0	1.0
Molinia caerulea (L.) Moench	1.0	1.0	—	—	1.0
Moneses uniflora (L.) A. Gray	—	—	1.0	—	—
Omalotheca norvegica (Gunn.) Sch. Bip. et F. Schultz	1.0	1.0	—	—	1.0
Orthilia secunda (L.) House	1.0	—	1.0	—	—
Parnassia obtusiflora Rupr.	1.0	1.0	1.0	—	1.0
Pinguicula alpina L.	—	1.0	—	—	—
Phalaroides arundinacea (L.) Rauschert	1.0	—	—	—	5.0
Platanthera bifolia (L.) Rich.	—	—	—	1.0	1.0
Poa pratensis L.	—	—	1.0	—	1.0
Potentilla erecta (L.) Raeusch.	5.0	—	—	5.0	5.0
Pyrola media L.	3.0	3.0	—	—	—
P. rotundifolia L.	—	—	1.0	—	—
Rubus saxatilis L.	3.0	1.0	1.0	—	—
R. chamaemorus L.	—	1.0	1.0	—	1.0
Sanguisorba polygama Nyl.	10.0	—	1.0	3.0	5.0
Solidago lapponica With.	5.0	1.0	1.0	5.0	5.0
Saussurea alpina (L.) DC.	1.0	3.0	—	1.0	1.0
Tofieldia pusilla (Michx.) Pers.	—	1.0	—	1.0	1.0

Параметры	Участки растительного сообщества				
	I	II	III	IV	V (вырубка)
Общее проективное покрытие (ОПП), %	90.0	100.0	90.0	90.0	80.0
Формула состава древостоя: I ярус II ярус	10 С 7С 3Б+Е+О	6С 4Б	5С 5Б	10 С 8С 2Б+Е	—
Сомкнутость крон	0.2	0.3	0.1	0.3	—
Подрост	Е, Б, Р	Е, Б, С, Р	С, Б, И	Е, С, Б	Б, И, О
Особенности рельефа	высокие, до 1 м, кочки	кочковатость плохо выражена	кочки до 50 см, далеко друг от друга	крупные, до 2—3 м диаметром, кочки и 0.5 м высотой	рельеф относительно ровный
Почвы	торфянисто-подзолистые				торфянистые
Высота травяно-кустарничкового яруса	10—100 см	10—30 см	10—20 см	10—70 см	10—70 см
Trientalis europaea L.	1.0	—	1.0	—	—
Trollius europaeus L.	—	1.0	1.0	—	—
Viola canina L.	1.0	—	—	—	—
Папоротниковидные (ПП %)					
Selaginella selaginoides (L.) C. Mart.	—	—	1.0	—	—
Хвощевидные (ПП %)					
Equisetum sylvaticum L.	—	1.0	1.0	1.0	—
E. variegatum Schleich. ex Web. et Mohr	—	1.0	—	—	—
Мохообразные (ПП %)	90.0	90.0	60.0	60.0	60.0
Aulacomnium palustre (Hedw.) Schwaegr.					
Blepharostoma trichophyllum (L.) Dum.					
Bryum pseudotriquetrum (Hedw.) Gaertn. et al.					
B. weigelii Spreng. in Biehler					
Bryum sp.					
Brachythecium salebrosum (Web. et Mohr) Schimp. in B. S. G.					
B. reflexum (Starke in Web. et Mohr) Schimp. in B. S. G.					
B. glaciale Schimp. in B. S. G.					
Campylium stellatum (Hedw.) C. Jens. var. *protensum* (Brid.) Bryhn ex Grout					
Cephalozia lunulifolia (Dum.) Dum.					
Dicranella sp.					
Dicranum bonjeanii De Not.					
D. majus Turn.					
D. scoparium Hedw.					
Harpanthus flotovianus (Nees) Nees					
Hylocomium splendens (Hedw.) Schimp. in B. S. G.					

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Параметры	Участки растительного сообщества				
	I	II	III	IV	V (вырубка)
Общее проективное покрытие (ОПП), %	90.0	100.0	90.0	90.0	80.0
Формула состава древостоя: I ярус II ярус	10 С 7С 3Б+Е+О	6С 4Б	5С 5Б	10 С 8С 2Б+Е	–
Сомкнутость крон	0.2	0.3	0.1	0.3	–
Подрост	Е, Б, Р	Е, Б, С, Р	С, Б, И	Е, С, Б	Б, И, О
Особенности рельефа	высокие, до 1 м, кочки	кочковатость плохо выражена	кочки до 50 см, далеко друг от друга	крупные, до 2—3 м диаметром, кочки и 0.5 м высотой	рельеф относительно ровный
Почвы	торфянисто-подзолистые				торфянистые
Высота травяно-кустарничкового яруса	10—100 см	10—30 см	10—20 см	10—70 см	10—70 см
Limprichtia cossonii (Schimp.) Anderson et al.					
Meesia uliginosa Hedw.					
Obtusifolium obtusum (Lindb.) S. Arnell Schimp. in B. S. G.					
Pleurozium schreberi (Brid.) Mitt.					
Pohlia wahlenbergii (Web. et Moh) Andrews in Grout Schimp. in B. S. G.					
Polytrichum commune Hedw.					
P. juniperinum Hedw.					
Rhytidiadelphus triquetrus (Hedw.) Warnst.					
Rhizomnium sp.					
R. pseudopunctatum (Bruch et Schimp.) T. Kop.					
R. magnifolium (Horik.) T. Kop.					
Sanionia uncinata (Hedw.) Loeske					
Sphagnum capillifolium (Ehrh.) Hedw.					
S. warnstorfii Russ.					
Tomenthypnum nitens (Hedw.) Loeske					

Примечание. Участки в сосновом лесу: I — в западной, II — северной, III — восточной, IV — южной части, V — вырубка, слегка понижающаяся и заболачивающаяся. Все участки примыкают к вырубке. С — сосна, Б — береза, Е — ель, О — ольха, Р — рябина, И — ива.

Ценопопуляции *Dactylorhiza maculata*

Кустарничково-травяное сообщество на просеке (табл. 1, рис. 2, Г)

В 1992 г. спектр левосторонний с максимальной численностью имматурных растений. На следующий год, в 1993 г. спектр остался левосторонним, хотя максимум не выражен и число ювенильных, имматурных и вегетативных растений было примерно одинаково. Проростки отсутствовали. Число генеративных растений было в 3 раза меньше, чем в 1992 г. (по абсолютному значению). В 1994 г. спектр был левосторонним с максимальным процентом имматурных растений. В этом году появилось незначительное число проростков. В целом спектр сходен со спектром 1992 г., однако в 1993 г. численность онтогенетических групп по абсолютному значению преобладала.

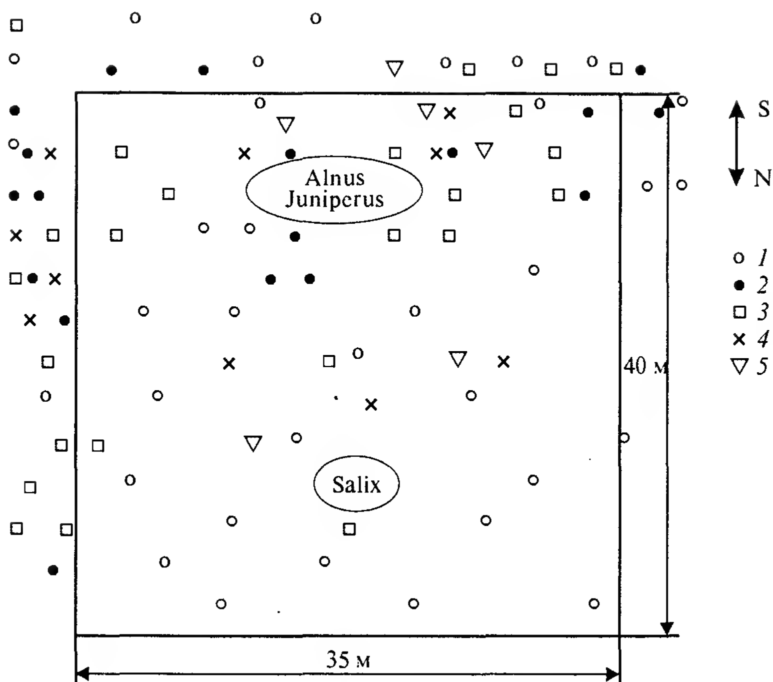


Рис. 1. Схема размещения популяций орхидных на вырубке.
1 — *Dactylorhiza maculata*, *2* — *Gymnadenia conopsea*, *3* — *Platanthera bifolia*, *4* — *Listera ovata*, *5* — *Listera cordata*. Стрелками указаны размеры площадки. В круглых рамках — деревья.

Травяно-кустарничковое сообщество на вырубке (табл. 2 V, рис. 2, Д)

В 1992 г. отмечен правосторонний спектр с выраженным максимумом для генеративных растений. Также в этом году зарегистрирована достаточно высокая для популяций корнеклубневых орхидных численность проростков (15 %). В 1993 г. спектр также остался правосторонним с максимумом генеративных растений. Для этого года было характерно отсутствие проростков. Однако произошло значительное пополнение группы ювенильных растений. В 1994 г. сохранился вид спектра — правосторонний с максимумом генеративных растений. Зарегистрировано снижение числа имматурных особей, а также увеличение численности группы вегетативных растений и появление большого числа (11.1 %) проростков. Была отмечена «волна возобновления».

В Мурманской обл. корнеклубневые орхидные нередко растут на нарушенных местообитаниях: по вырубкам, обочинам дорог, лесным тропинкам. Встречаемость орхидных на антропогенно-нарушенных территориях отмечается и для других регионов России (Денисова, Вахрамеева, 1980; Вахрамеева, Денисова, 1983; Vakhrameeva, Denissowa, 1990; Татаренко, 1991). Причем на некоторых таких местообитаниях скорость онтогенеза орхидных даже увеличивается. Так, ускоренный темп развития орхидных обнаружен у *Dactylorhiza fuchsii* на отстойниках шлам-лигнина целлюлозно-бумажного комбината и *Platanthera bifolia* на вырубке (Быченко, 1992).

Если в популяциях разных видов орхидных проявляются сходные тенденции развития в одних и тех же местообитаниях, то можно предположить, что именно тип местообитания (в данном случае нарушенного) является фактором, влияющим на развитие популяций.

Во всех исследованных популяциях выявлены следующие закономерности. Сумма взрослых вегетативных и генеративных особей в разные годы составляет 45—90 % от общего числа растений, т. е. в популяциях преобладают взрослые особи. Такое стабильное отношение сохраняется в популяциях разных видов корнеклубневых орхидных в разных типах нарушенных местообитаний на протяжении ряда лет.

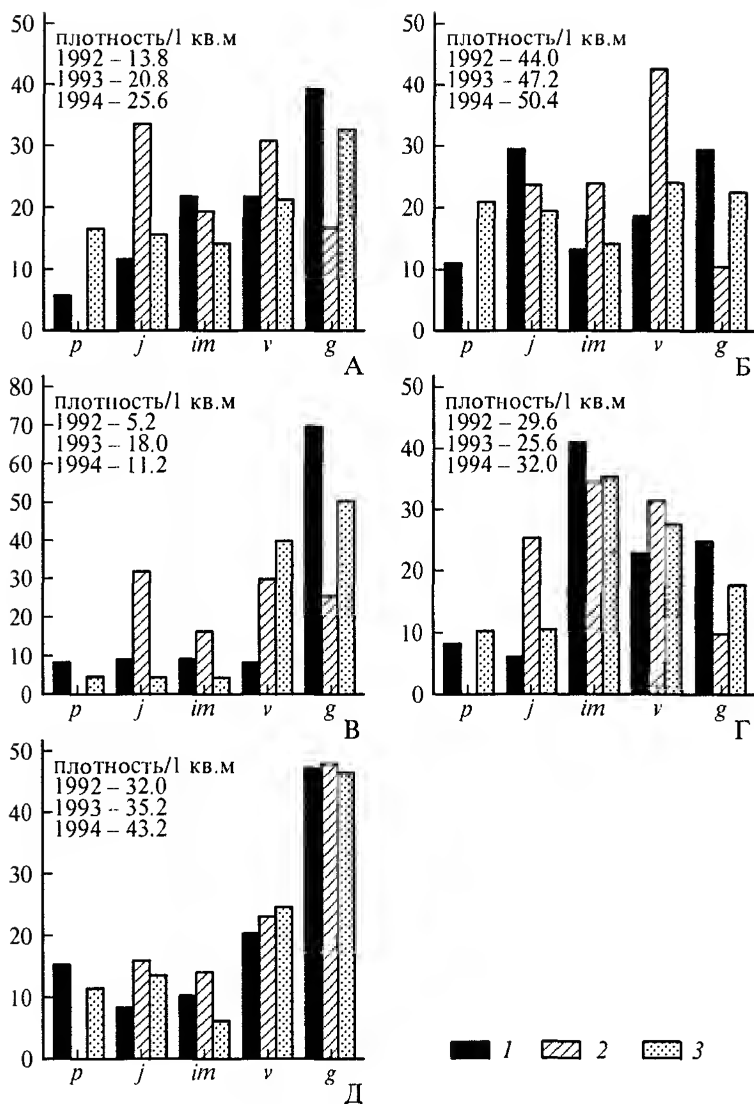


Рис. 2. Онтогенетические спектры орхидных на просеке (Б, Г) и на вырубке (А, В, Д).

А — *Platanthera bifolia*; Б, В — *Gymnadenia conopsea*; Г, Д — *Dactylorhiza maculata*. *1* — 1992 г., *2* — 1993 г., *3* — 1994 г. *p* — проростки, *j* — ювенильные растения, *im* — имматурные растения, *v* — взрослые вегетативные растения, *g* — генеративные растения. По оси ординат — число особей, %.

Однако появление новых особей в популяциях происходит довольно часто. Каждый второй год отмечены «волны возобновления», приносящие в популяцию 5—15 % проростков. Это относительно большая величина для популяций орхидных. Так, в условиях Мурманской обл. в популяциях корневищной орхидеи *Cypripedium calceolus*, насчитывающих сотни особей, только единичные особи завязывают плоды, а зарегистрировать редкие проростки бывает возможным только на протяжении 5—7 лет.

По-видимому, температурный фактор способен изменять онтогенетический спектр довольно сильно. Поскольку генеративная сфера у корнеклубневых орхидных закладывается в предшествующий цветению год (Блинова, 1998), то, очевидно, наибольшее влияние оказывают погодные условия прошедшего года. Так, в 1993 г.,

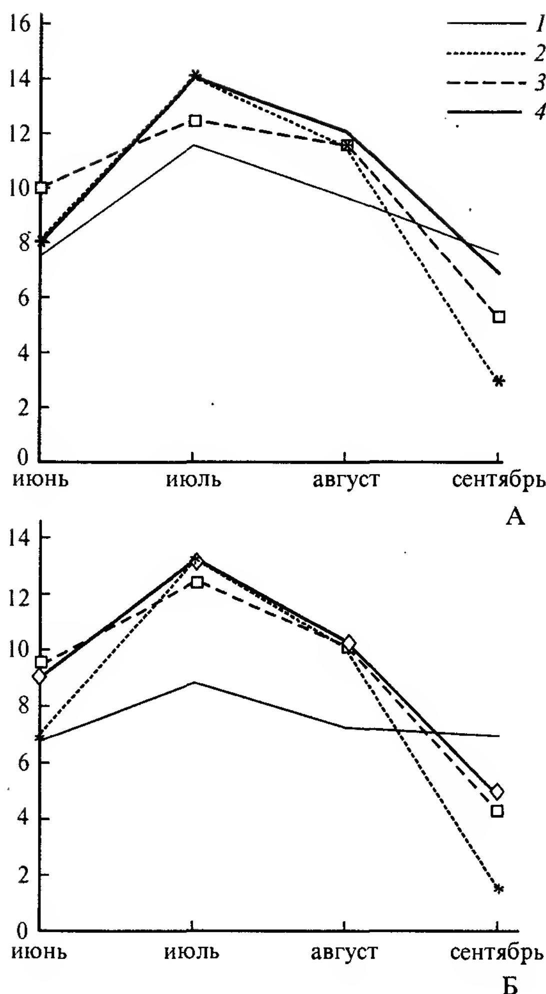


Рис. 3. Среднемесячные температуры почвы (А) на глубине 10 см и воздуха (Б) на высоте 30 см от поверхности почвы в период вегетации.

1 — 1992 г., *2* — 1993 г., *3* — 1994 г., *4* — средние многолетние. По оси ординат — температура, °С.

после довольно холодного лета 1992 г. (рис. 3), в большинстве популяций процент генеративных растений уменьшился вдвое, при этом увеличился объем группы взрослых вегетативных растений. Вероятно, низкие температуры предыдущего периода вегетации могут также отрицательно сказываться на последующем семенном возобновлении популяций через слабую завязываемость плодов и образование нежизнеспособных семян. Возможно, поэтому в 1993 г. во всех популяциях отсутствовали проростки. Таким образом, в неблагоприятные по погодным условиям годы правосторонние возрастные спектры, характерные для большинства популяций, могут изменяться на двувершинные с максимумом для ювенильной и вегетативной групп.

Онтогенетические спектры изученных популяций корнеклубневых орхидных сходны с таковыми у популяций этих видов в более южных районах, например в Московской обл. (Вахрамеева, Денисова, 1983; Сизова, Вахрамеева, 1984; Vakhrameeva, Denissowa, 1990) и на Украине (Загульский, 1990), где все исследованные популяции гомеостатические, с высоким числом взрослых особей. Большой процент молодых растений, возможно, обусловлен весьма благоприятными условиями (напри-

мер, микоризой) для прорастания семян и развития молодых растений на Кольском полуострове.

В нарушенных местообитаниях особенности онтогенетической структуры популяций орхидных могут проявляться в разной доле взрослых растений. Так, на просеке численность генеративных особей была ниже, чем на вырубке. Вероятно, на замкнутых вырубках небольшого размера действие температурного фактора выражено не так резко, как на линейных вырубках большой протяженности. На схеме размещения орхидных на вырубке в г. Апатиты (рис. 1) видно, что большая часть орхидных встречается не в центре вырубки, а по ее окраинам. Очевидно, что в случае заморозков наиболее уязвимыми будут особи на открытых местах.

Выводы

Исследованные популяции корнеклубневых орхидных (*Platanthera bifolia*, *Dactylorhiza maculata*, *Gymnadenia conopsea*) на нарушенных местообитаниях — гомеостатические, в настоящее время находятся в хорошем состоянии. В популяциях всех видов преобладают взрослые особи, значительна доля молодых растений и часты «волны возобновления».

Популяции орхидных на открытых нарушенных местообитаниях больших размеров являются, по всей видимости, более уязвимыми из-за воздействия температурного фактора. Поэтому сплошные вырубки в большей степени вредны для развития популяций орхидных, тогда как аккуратно проведенные локальные вырубки, вероятно, не представляют существенной опасности.

Дальнейший мониторинг за состоянием популяций орхидных в окрестностях городов Мурманской обл. позволит дать более обоснованные научные рекомендации для охраны этих редких растений.

Благодарности

Автор выражает глубокую благодарность сотрудникам Лаборатории флоры ПАБСИ А. Ю. Лихачеву и Н. А. Константиновой за определение мохообразных, а также А. А. Похилько, О. А. Белкиной, В. А. Костиной, Н. Е. Королевой за плодотворные дискуссии при написании этой работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Блинова И. В. Особенности морфогенеза некоторых корнеклубневых орхидных // Бот. журн. 1998. Т. 83(12). С. 83—92.

Быченко Т. М. Особенности биологии некоторых видов орхидных Южного Прибайкалья в связи с вопросами их охраны: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1992. 20 с.

Вахрамеева М. Г., *Денисова Л. В.* Оценка критического состояния популяций редких и исчезающих видов растений (на примере сем. орхидных) // Охрана генофонда природной флоры. Новосибирск, 1983. С. 24—28.

Вахрамеева М. Г., *Денисова Л. В.* Ятрышник пятнистый (*Dactylorhiza maculata* Soo), ятрышник Фукса (*D. fuchsii* Soo), любка двулистная (*Platanthera bifolia* (L.) Rich.) // Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений. М., 1983. Ч. 2. С. 12—23.

Денисова Л. В., *Вахрамеева М. Г.* Состояние популяций некоторых декоративных орхидных на территориях различного хозяйственного использования // Охрана редких растений и фитоценозов. М., 1980. С. 49—53.

Загульский М. Н. Состояние орхидных популяций Росточья и Внешних Карпат в условиях антропогенного влияния // Badania biologizne ekosystemow ladowych Roztocza i Karpat Wchodnich w warunkach antropopresji. Lublin, 1990. P. 59—60.

Игнатов М. С., *Афонина О. М.* Список мхов территории бывшего СССР. Бриологический журнал. М., 1992. Т. 1. С. 1—87.

Константинова Н. А., *Потемкин А. Д.*, *Шляков Р. Н.* Список печеночников и антоцеротовых территории бывшего СССР. Бриологический журнал. М., 1992. Т. 1. С. 87—127.

Работнов Т. А. Определение возраста и длительности жизни у многолетних травянистых растений // Успехи современной биологии. М., 1947. Вып. 24. № 1(4).

Работнов Т. А. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии // Проблемы ботаники. Л., 1950а. Т. 1. С. 465—483.

Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Геоботаника. Л., 1950б. Вып. 6. С. 7—204.

Сизова Т. П., Вахрамеева М. Г. Особенности любки двулистной и ятрышника Фукса в зависимости от их возрастного состояния // Вестн. МГУ. 1984. Сер. 16. Биология. № 2. С. 27—31.

Татаренко И. В. Орхидные Приморского края: биология, экология, вопросы охраны: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1991. 24 с.

Уранов А. А. Вопросы изучения структуры фитоценозов и видовых ценопопуляций // Ценопопуляции растений. Развитие и взаимоотношение. М., 1977. С. 8—20.

Ценопопуляции растений (Основные понятия и структура) / Под ред. А. А. Уранова, Т. И. Серебряковой. М., 1976. 216 с.

Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии) / Под ред. Т. И. Серебряковой, Т. Г. Соколовой. М., 1988. 184 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Vakhrameeva M. G., Denissowa L. V. Biology and dynamics in two species of genus *Platanthera* coenopopulations // Proceedings of the Symposium on Biology and Ecology of European Orchids. Wroclaw, 1990. P. 111—117.

Полярно-Альпийский
Ботанический сад-институт
Кировск, Мурманская обл.

Получено 25 II 1999

SUMMARY

Three year dynamic of the ontogenetic structure has been discussed for orchid populations with *Dactylorhiza maculata*, *Gymnadenia conopsea* and *Platanthera bifolia* in two types of disturbed habitats: *Pinus-friesiana*-felled area and *P. friesiana*-ride along lines of electricity transmission. All populations of root-tuber orchids studied were homeostatic with a good fitness at present: adult individuals prevailed, the number of young plants was significant, the «waves of resumption» were frequent. The orchid populations seem to be more vulnerable on open disturbed communities of large size because of a stronger influence of temperature factor. The future monitoring of orchid populations is important in disturbed habitats near the cities of the Murmansk region.

УДК 561.635.1:551.782.13(571.63) Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 6

© Б. И. Павлюткин

ZELKOVA И *CELTIS* (*ULMACEAE*) В ПОЗДНЕМИОЦЕНОВОЙ ФЛОРЕ ПРИМОРЬЯ, ДАЛЬНИЙ ВОСТОК РОССИИ

B. I. PAVLYUTKIN. *ZELKOVA* AND *CELTIS* (*ULMACEAE*) FROM THE LATE MIOCENE FLORA OF PRIMORYE (FAR EAST, RUSSIA)

Охарактеризованы ранее неизвестные в составе верхнемиоценовой усть-суйфунской флоры Приморья представители семейства ильмовых: *Zelkova zelkovifolia*, *Z. elongata*, *Celtis nathorstii*. Описаны 2 новых вида *Celtis subintegerrima* и *C. inaequilateralis*, проведено их сравнение с другими ископаемыми находками и современными видами каркаса.

Ключевые слова: ископаемая флора, ильмовые, поздний миоцен, Приморье.

На территории Приморья *Zelkova* в пыльцевых спектрах обнаружена в отложениях эоплейстоценового возраста (Голубева, Караулова, 1983). Нами ее пыльца зафиксирована на крайнем юге, в Хасанском р-не, в лагунных илах позднеплейстоценового климатического оптимума (миндель-рисс, по европейской шкале). При более деталь-



Рис. 1. Местонахождения усть-суйфунской флоры (*1*).
Масштабная линейка: 10 км.

ных исследованиях усть-суйфунской флоры отпечатки листьев дзельквы установлены во всех достаточно представительных (более 200 экз.) коллекциях (рис. 1). Встречены листья 2 морфологических типов, соответствующие 2 ископаемым видам: широко распространенной в Евразии *Z. zelkovifolia* (Ung.) Bůžek et Kotlaba и менее известной *Z. elongata* Suz. В составе усть-суйфунской флоры листья *Celtis* до сих пор не были известны, хотя в современной дендрофлоре сопредельной территории Кореи насчитывается до 10 видов и разновидностей данного рода (Nakai, 1932). Не отмечен он и в близкой к усть-суйфунской по возрасту (средне?)- позднемиоценовой ханкайской флоре (Аблаев и др., 1994), а также в более молодой ботчинской флоре (Ахметьев, 1973). В составе суйфунской флоры (Павлюткин, 1997а) упомянут *Celtis nordenskioldii* Nath. (определение Р. С. Климовой), однако изображения и описание его отсутствуют.

При изучении коллекции 9017 (рис. 1), отвечающей верхнему комплексу усть-суйфунской флоры (Павлюткин, 1997б), обнаружено несколько неполных и 3 почти цельных отпечатка листьев каркаса, причем один с противоотпечатком. Это, по-видимому, первая достоверная находка представителя рода *Celtis* в миоцене Дальнего Востока России. В указанном захоронении, приуроченном к старичной фации аллювия древней реки, листья каркаса встречены вместе с отпечатками листьев тополей, ильмов, дзельквы, кленов, ликвидамбра, багрянника, разнообразных буковых, березовых, ореховых, розоцветных, комптонии, крушины и еще более редкого, чем каркас, зизифуса. Наличие в одном тафоценозе макроостатков растений с различной экологией указывает на естественно политопный, по классификации И. А. Ильинской (1958), характер комплекса. Возможно, древняя река (или ее протока) подходила в данном месте к крутому склону, где на относительно разреженных участках леса каркас произрастал совместно с каштаном, дубом, хмелеграбом, зизифусом и крушиной.

Найденные отпечатки листьев каркаса принадлежат 2 морфологически различным группам, не имеющим аналогов среди ископаемых представителей рода, поэтому они представлены как новые виды. В другом типовом местонахождении усть-суйфунской флоры (т. 4130, рис. 1) обнаружен один неполный деформированный отпечаток листа каркаса (обр. 405), похожий, судя по морфологическим особенностям пластинки, на ископаемый *Celtis nathorstii* Tanai et Onoe.

Далее приведено описание листьев установленных ископаемых видов.

Ulmaceae

Zelkova Spach

Zelkova zelkovifolia (Ung.) Bůžek et Kotlaba

Табл. I, *1*, *2*, рис. 2, *1—3*

Z. zelkovifolia (Ung.) Bůžek et Kotlaba 1963 in Kotlaba, Sborn. Narodn. Muzea Praze, 19B, 2 : 59, tab. 3, fig. 7, 8, «*zelkovaefolia*»; Кутузкина, 1982, Ископ. цветк. раст. СССР, 2 : 18, табл. 7, фиг. 1—7, табл. 8, фиг. 1—3, рис. 8, *3*; Фотьянова, 1988, Фл. Дальн.

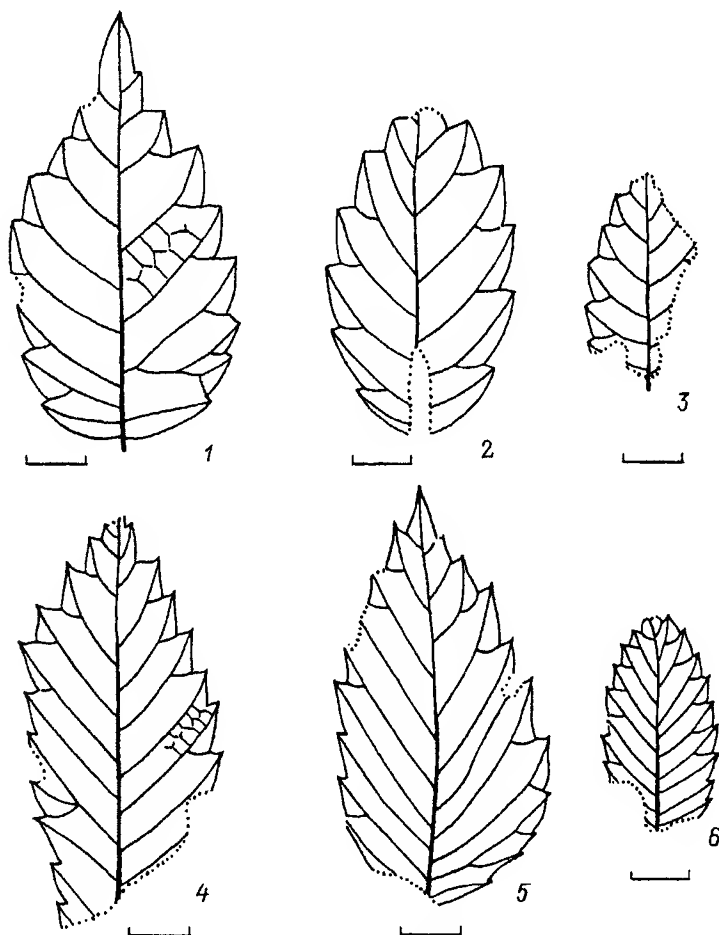


Рис. 2. Листья *Zelkova*.

1—3 — *Z. zelkovifolia*, кол. 9017, обр. 418, 511, кол. 4001, обр. 41; *4—6* — *Z. elongata*, кол. 4130, обр. 258, 229, кол. 9032, обр. 7. Масштабная линейка: 1 см.

Вост. на рубеже палеог. и неогена: 83, табл. 4, фиг. 6, табл. 5, фиг. 3, *9—11*, рис. 33, *9, 10*, рис. 34, *1, 4*; Аблаев и др., 1993, Миоцен севера Кореи и юга Приморья: 60, табл. 2, фиг. 2—5, табл. 11, фиг. 8; Аблаев и др., 1994, Миоцен Ханкайской впадины Зап. Приморья: 105, табл. 3, фиг. 1—3, табл. 4, фиг. 7.

Обширная библиография и синонимика вида для территории бывшего СССР и Западной Европы приведена Е. Ф. Кутузкиной (1964). Перечень находок в Японии, Корее и Китае имеется у Huzioka (1964: 54) и в более поздних публикациях японских палеоботаников (Huzioka, Uemura, 1974; Uemura, 1988). Что касается североамериканских материалов по данному виду, то все находки (кроме обнаруженных на Аляске) включены в состав нового вида *Zelkova brownii* Tanai et Wolfe (Tanai, Wolfe, 1977).

История становления вида *Z. zelkovifolia* весьма обстоятельно рассмотрена С. Г. Жилиным (1967). Описание отпечатков листьев приводилось во многих палеоботанических работах, поэтому остановимся лишь на особенностях материала из усть-суйфунской свиты. Обнаруженные в ней листья *Z. zelkovifolia* (табл. I, *1, 2*) имеют преимущественно овальную, продолговато-овальную и яйцевидно-овальную форму 4—10 см дл. и 2—4.5 см шир. Число боковых жилок и соответствующих им зубцов меняется от 6 до 12. Зубцы выпуклые с обеих сторон, тупые, более или менее симметричные, без остроконечий; единичные боковые жилки бифуркируют редко один раз и очень редко дважды (рис. 2, *1*); третичные жилки рыхлые, отходят от смежных боковых жилок перпендикулярно им, но не супротивно, а со смещением, как бы очередно. В средней части интервала они истончаются, расщепляясь на 2 веточки, соединяющиеся с такими же соседних третичных жилок. На всех экземплярах вблизи края листа хорошо заметны дуговидные ответвления от боковых жилок в бухточки. Этот признак хорошо выражен на листовом материале современных видов, в частности *Z. carpinifolia* (Pall.) C. Koch, наиболее близком рассматриваемому ископаемому виду (Ископаемые..., 1982).

Р а с п р о с т р а н е н и е: один из самых часто встречаемых видов в листовых флорах на территории Евразии. В Приморье — от олигоцена (среднего миоцена?), глинисто-туффитовая толща окр. п-ва Посьет до верхнего миоцена, усть-суйфунская свита, басс. Раздольной.

М а т е р и а л: Южное Приморье, усть-суйфунская свита, кол. ДВГИ 9017 (Вольно-Надеждинское), обр. 18, 149, 151, 179, 185, 201, 234, 282, 284, 320, 323, 340, 376, 401, 405, 418, 503, 511, 550, 575, 604; кол. ДВГИ 4001 (Раздольное), обр. 24, 41.

Zelkova elongata Suz.

Табл. I, *3, 4*, табл. II, *1—3*, рис. 2, *4—6*

Z. elongata Suz. 1961, Sci. Rep. Fac. Art. Sci. Fukushima Univ. 10: 57, tab. 12, fig. 8, tab. 13, fig. 4—8; Ильинская, 1976, Тр. Инст. геол. и геофиз. 23: 114, табл. 7, фиг. 5, 6, табл. 44, фиг. 2; ejusd. Ископ. цветк. раст. СССР, 2: 19, табл. 8, фиг. 4—6, рис. 8, *4*. — *Z. praelonga* auct. non (Ung.) Berger: Климова, 1977, Палеоботан. на Дальн. Вост.: 25, табл. 9, фиг. 1—9.

Согласно Кутузкиной (Ископаемые..., 1982), листья *Z. elongata* отличаются от листьев *Z. zelkovifolia* острыми зубцами с заметно оттянутыми остроконечиями. Это сближает их с современной *Z. serrata* (Thunb.) Makino, тогда как *Z. zelkovifolia* имеет в качестве своего вероятного современного аналога *Z. carpinifolia*. Однако не все японские палеоботаники признают *Z. elongata* в качестве самостоятельного вида. В частности, высказано мнение (Tanai, Suzuki, 1963), что *Z. elongata* целесообразно рассматривать в объеме вида *Z. zelkovifolia*, а их современным эквивалентом считать *Z. serrata*. Для решения этого вопроса необходимо изучение особенностей жилкования современных китайских видов *Z. schneideriana* и *Z. sinica*. Вполне возможно (и данные по усть-суйфунской флоре свидетельствуют в пользу этого), что не все восточно-азиатские находки ископаемых листьев дзельквы являются предковыми по отношению к *Z. serrata* и что их следует рассматривать как один вид.

К *Z. elongata* отнесены отпечатки из местонахождения 4130 (рис. 1). Среди них имеются аналоги голотипа (обр. 258, табл. I, *4*). Некоторые экземпляры отличаются особо крупными размерами, достигая 13 см в дл. и 7 см в шир. Такие листья, вероятно, происходят со стерильных побегов. У одного из них (обр. 277, табл. II, *1*) сохранился короткий (около 2 мм) бульбовидный черешок. Экземпляр из местонахождения 9032 (обр. 7, табл. II, *3*, рис. 2, *6*) отличается более мелкими зубцами и большим количеством боковых жилок для листа такого размера.

Распространение: миоцен, формации Shichiku, Ryozen (нижняя часть), ю.-зап. Хоккайдо; н.-ср. миоцен, басс. р. Нарва, Зап. Приморье; в. миоцен, усть-суйфунская свита, Южн. Приморье.

Материал: Южное Приморье, усть-суйфунская свита, кол. ДВГИ 4130 (Тереховка), обр. 11, 35, 69, 71, 92, 94, 138, 192, 216, 222, 229, 248, 253, 258, 277, 300, 305, 328, 334, 345, 359, 378, 394, 400; кол. ДВГИ 9032 (Вольно-Надеждинское), обр. 7.

Celtis L.

Celtis cf. *nathorstii* Tanai et Onoe

Табл. II, *4*, *5*

C. nathorstii Tanai et Onoe 1961, Rep. Geol. Surv. Japan, 187:36, tab. 10, fig. 1; Uemura 1988, Late Miocene Fl. Northeast Honshu, Japan: 115, tab. 5, fig. 14—16. — *Celtis nordenskioldii* auct non Nath., Tanai et Onoe, l. c.: 36.

В коллекции 4130 обнаружен неполный (сохранилась верхняя левая половина пластинки, но без верхушки) отпечаток листа (обр. 405) примерно 7.5 см дл. (по реконструкции) и 3.6 см шир. Несмотря на фрагментарность материала, указанный отпечаток имеет характерные признаки *C. nathorstii*. Три пары боковых жилок (нижняя из которых базальная) отходят под острым (20—25°) углом, параллельные, почти прямые, подходят к самому краю и здесь петлевидно замыкаются, соединяясь с выше расположенной боковой жилкой. От петель отходят тонкие веточки в краевые зубцы; последние — тупые, слегка выпуклые с обеих сторон, верхняя из которых относительно короткая. Третичные жилки четко видимые, редко расположенные, слегка изогнутые, субперпендикулярные боковым в отличие от типового экземпляра, где они сохраняют ортогональность по отношению к главной жилке и на краях листа. Различие в ориентировке третичных жилок у края листа ограничивает степень сходства с типовым материалом вида знаком «cf.». Отпечаток сильно деформирован, разорван, что свидетельствует о довольно значительной транспортировке до места захоронения.

Распространение: верхний миоцен, формации Mitoku и Takamine, Northeast Honshu; верхний миоцен, усть-суйфунская свита, Южное Приморье.

Материал: Южное Приморье, усть-суйфунская свита, кол. ДВГИ 4130 (Тереховка), обр. 405.

Celtis subintegerrima Pavlyutkin sp. nov.

Табл. III, *1—4*, рис. 3, *1*

Leaves symmetrical 6—9 cm long and 2.7—4.2 cm wide, ovate, oblong-ovate, with round-cuneate few decurrent base and gradually narrowed acute; the midrib straight or slightly sinuous; the basal nerves brochidodromous, almost straight; they diverge from the base at angle 20—35° and reach to the 2/3 of the blade, sending 4—5 basiscopical veins, forming loops near of the margin; the secondaries (2 or 3 with each of side) widely spaced, alternative, rarely subopposite; they diverge at average angle 35—45°, then exted subparallel midrib, looping along of the margin; the tertiaries non closely spaced, thin,

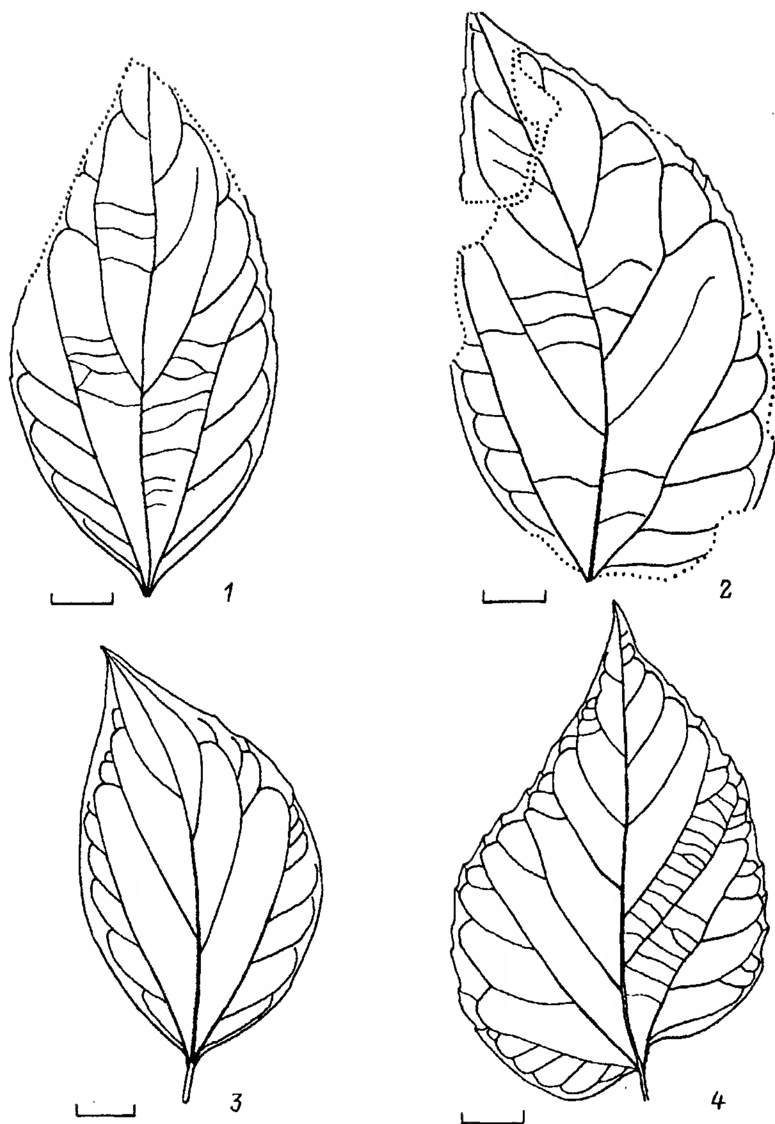


Рис. 3. Листья *Celtis*.

1 — *Celtis subintegerrima* sp. nov., кол. 9017, обр. 638 (голотип); *2* — *C. inaequilateralis* sp. nov., кол. 9017, обр. 500 (голотип); *3* — *C. bungeana*, по *T. Nakai* (1932), tab. XVII; *4* — *C. crassifolia* (современный лист). Масштабная линейка: 1 см.

subperpendiculare to primaries; the margin entire except of the upper half, where are low, slightly remotcly teeth.

Holotype: leaf impression with counterpart, South Primorye, Razdol'naya River basin, Ust'-Suifunskaja Suita, Upper Miocene. Coll. FEGI 9017 : 638/638a, tab. III, fig. 1—4, tex-fig. 3.*1*.

Листья симметричные или почти симметричные, довольно крупные, 6—9 см дл. и 2.7—4.2 см шир. (листовой индекс несколько больше 2.0), яйцевидные, продолговато-яйцевидные; основание округло-клиновидное, немного низбегающее на черешок за счет обнажения базальных жилок, верхушка постепенно сужена, плавно переходит в короткий заостренный кончик. Край цельный в нижней половине листа, выше

прослеживаются слабо видимые низкие туповатые зубцы с длинной внешней и укороченной внутренней сторонами. Тип жилкования брохидодромный, характерный для рода в целом. Главная жилка толщиной в основании около 0.8 мм, прямая или слегка извилистая. Базальные жилки в основании обнажены, отходят под углом от 25 до 35°, супротивные, прямые на всем протяжении либо слегка изогнутые, поднимаются почти до верхней трети пластинки, соединяясь петлевидно вблизи края с боковыми жилками первой пары и посылая в направлении края до 5 полого изогнутых базископических жилок, соединяющихся также петлевидно у края. Боковые жилки (2 или 3 с каждой стороны) редко расставленные, очередные или попарно сближенные, отходят под углом в среднем 45°, дуговидно изгибаясь вблизи точки отхождения, а далее следуют почти параллельно главной жилке, немного не достигая верхушки листа (нижняя пара), и заканчиваются вблизи края серией постепенно уменьшающихся петель. Отмечаются единичные, очень тонкие интеркалярные жилки. Третичные жилки рыхло расположены, извилистые, тонкие, нечетко видимые, субперпендикулярные главной жилке. Сеть жилок более высокого порядка не проявлена. Черешок не сохранился.

Голотип: отпечаток и противоотпечаток листа, Южное Приморье, бассейн р. Раздольной, усть-суйфунская свита, верхний миоцен, колл. ДВГИ 9017, обр. 638, 638а, табл. III, *1—4*, рис. 3, *1*.

Перечень ископаемых видов *Celtis* (по отпечаткам листьев) относительно невелик. Среди известных находок нет достаточно близких аналогов описанному виду. *Celtis miobungeana* Hu et Chaney (включая *Celtis aizuensis* Suz.,) (Hu, Chaney, 1940 : 39, tab. 13, fig. 6; Tanai, Suzuki, 1965 : 22, tab. 3, fig. 6) отличается меньшими размерами листа, широкояйцевидной формой и, как следствие, меньшей величиной листового индекса (около 1.4), четко неравносторонним, кососрезанным основанием и крупнозубчатым почти на всем протяжении краем. Что касается *C. angusta* Tao — вида, выделенного на территории Китая, то в нашем распоряжении нет оригинала описания типового материала, но отпечаток, отнесенный к этому виду Ozaki (1980 : 33, tab. 1, fig. 4), характеризуется иной, узколистной формой, с резко асимметричной базой и зубчатостью края почти от основания. Автором вида он сравнивается с ныне живущим *C. australis* L.

C. nathorstii Tanai et Onoe и *C. nordenskioldii* Nath. обладают четко выраженной зубчатостью края, как минимум, в верхней половине листа. У 1-го зубцы сосочковидные, у 2-го — острые, изогнутые, благодаря чему край кажется как бы несколько разлохмаченным. У *C. nathorstii* верхушка переходит в длинный кончик, как у современного *C. bungeana* Bl. var. *jessoensis* Kudo, с которыми его сравнивают авторы вида. *C. hokiensis* Ozaki (Ozaki, 1980 : tab. 1, fig. 3, *9*) имеет почти от самого основания четко выраженную зубчатость с довольно крупными, вверх направленными зубцами.

У североамериканского *C. dayana* Chaney et Axelrod (Chaney, Axelrod, 1959 : 172, tab. 32, fig. 6, *7*) хотя и цельный край, но иная форма листовой пластинки, ее размеры меньше, число параллельных боковых жилок больше. *C. kansana* Chaney et Elias (Chaney et al., 1944 : 77, tab. 14, fig. 4) имеет мало общего с нашим видом, также далек от него и *C. mccoshii* Lesq. (Mac Ginitie, 1953). Среди европейских находок отпечатков листьев *C. japetii* Ung., *C. trachytica* Ett., *C. magnifica* Kolak., *C. bignonioides* Goepp. (Ископаемые..., 1982) также нет похожих видов.

Некоторое сходство у нового вида намечается с *C. occidentalis* L. fossil. (Okutsu, 1955 : tab. 1, fig. 5), хотя у этого отпечатка с правой стороны, начиная с середины пластинки, наблюдаются довольно крупные зубцы, что в сочетании с большим числом (5) прямых боковых жилок, вероятно, послужило причиной для включения указанного экземпляра в синонимику вида *C. nordenskioldii* (Tanai, Onoe, 1961).

Из современных видов для *C. subintegerrima* sp. nov. сходство проявляется при сравнении с *C. bungeana* Bl. (рис. 3, *3*) и наблюдается некоторая общность с отдельными формами *C. occidentalis* (Sargent, 1926 : fig. 289), имеющими, правда, большее число боковых жилок.

М е с т о н а х о ж д е н и я: верхний миоцен, усть-суйфунская свита (верхний флористический комплекс), Южное Приморье.

М а т е р и а л: Южное Приморье, усть-суйфунская свита, кол. ДВГИ 9017 (Вольно-Надеждинское), обр. 632, 638/638а (голотип).

Celtis inaequilateralis Pavlyutkin sp. nov.

Табл. IV, *1—4*, рис. 3, *2*

Leaves oblong-ovate to 10.5 cm long and 5.5 cm wide, clear unequallylateral (the one side convex, the other — almost strong) with asymmetrical rounded base and evently contracted apex. Margin entire in lower half of blade and remotely dentate in upper half; the teeth lower, blunt. The midrib angular-arched; the basal pair diverge at angle 35—40° from the base, few decurrent an the petiole, and reach upper half of blade; the secondaries subparallel, slightly curved on the one side of lamine and almost straight on the other side; they diverge regularly at angle 50—55°, forking on the convex side of blade and forming loops near the margin with branches to the teeth; the tertiaries percurrent, non closely spaced, subperpendicular to primaries, angular-curved or strong.

H o l o t y p e: leaf impression, South Primorye, Razdol'naya River basin, Ust'-Suifunskaja Suita, Upper Miocene. Coll. FEGI 9017 : 500, tab. IV, fig. 1—3, text-fig. 3, 2.

В коллекции 9017 обнаружено несколько фрагментов и 1 почти цельный отпечаток отчетливо неравнобоких листьев яйцевидной формы, с типом жилкования, характерным для представителей рода *Celtis*, но отличающихся от *C. subintegerrima* по очертанию основания, верхушечной части пластинки, конфигурации жилок 1—2 порядков и ряду других признаков. Наиболее полно сохранившийся отпечаток (обр. 500) имеет размеры 10.5 см дл. и 5.5 см шир. Лист продолговато-яйцевидной формы, неравнобокий, с широкоокруглым основанием, несколько низбегающим на черешок, с отогнутой верхушкой, постепенно суженной и заостренной. Край в нижней части, начиная от основания, цельный, и только в верхней половине появляются низкие прижатые зубцы. Главная жилка коленчато дуговидно изогнутая. Базальная пара отходит от основания под углом 35—45° и достигает 1/2 длины листа, соединяясь петлевидно с ответвлениями нижней пары боковых жилок, одновременно посылая в направлении края серию (до 7) почти прямых коротких базископических жилок. Боковые жилки в количестве 4 пар очередные, сближенные в верхней половине листа; отходят они под более открытым углом (50—55°), соединяясь петлевидно у края с ответвлениями соседних жилок. Жилка нижней пары на выпуклой, более развитой половине листа бифуркирует при подходе к краю, давая две равноценные веточки, соединенные у края дуговидной аркой. Хорошо заметны вставочные жилки, более тонкие, чем боковые, достигающие 2/3 ширины полупластинки. Третичные жилки перпендикулярные главной, рыхло расположенные, прямые, но чаще угловато-изогнутые. Черешок не сохранился.

Г о л о т и п: отпечаток листа, Южное Приморье, бассейн р. Раздольной, усть-суйфунская свита, верхний миоцен, кол. ДВГИ 9017, обр. 500, табл. IV, *1—3*, рис. 3, *2*.

Среди рассмотренных выше ископаемых видов нет аналогов данным отпечаткам. Что касается современных представителей рода *Celtis*, то, по мнению И. А. Ильинской, у описанного вида имеется сходство с североамериканским *C. crassifolia* Lam. (рис. 3, *4*), прежде всего по отчетливо проявленной неравнобокости листовой пластинки и слабо выраженных низких тупых зубцах.

Р а с п р о с т р а н е н и е: верхний миоцен, усть-суйфунская свита, Южное Приморье.

М а т е р и а л: Южное Приморье, усть-суйфунская свита, кол. ДВГИ 9017 (Вольно-Надеждинское), обр. 280, 355, 366, 500 (голотип), 547.

Благодарности

Автор выражает глубокую признательность И. А. Ильинской за ценные советы и помощь в получении фотоизображений листьев некоторых современных представителей порядка *Urticales*, отсутствующих в гербариях Приморья.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аблаев А. Г., Тащи С. М., Васильев И. В. Миоцен Ханкайской впадины Западного Приморья. Владивосток, 1994. 168 с.

Ахметьев М. А. Миоценовая флора Сихотэ-Алиня (р. Ботчи). М., 1973. 86 с. (Тр. ГИН АН СССР. Вып. 247).

Голубева Л. В., Караулова Л. П. Растительность и климатостратиграфия плейстоцена и голоцена на юге Дальнего Востока СССР. М., 1983. 143 с.

Жилин С. Г. Ulmaceae и *Simaroubaceae* позднеолигоценовой флоры Киньяка (Северо-Западная Каракалпакия) // Бот. журн. 1967. Т. 52. № 4. С. 481—488.

Ильинская И. А. Ископаемые монотопные и политопные флоры и комплексы // ДАН СССР. 1958. Т. 119. № 4. С. 797—799.

Ископаемые цветковые растения СССР. Л., 1982. Т. 2. 216 с.

Кутузкина Е. Ф. Сарматская флора Армавира // Палеоботаника. Л., 1964. Сер. 8. Вып. 5. С. 147—230. (Тр. БИН АН СССР).

Павлюткин Б. И. Новые данные о возрасте верхнекайнозойской суйфунской свиты в стратотипическом районе (Южное Приморье) // Стратиграфия. Геологическая корреляция. 1997а. Т. 5. № 4. С. 101—105.

Павлюткин Б. И. Находка остатков букового леса в верхнемиоценовой усть-суйфунской свите Южного Приморья (Дальний Восток России) // Бот. журн. 1997б. Т. 82. № 9. С. 54—61.

Chaney R. W., Axelrod D. I. Miocene floras of the Columbia Plateau. Pt 2. Systematic considerations // Carn. Inst. Wash. Publ. 1959. N 617. P. 135—229.

Chaney R. W., Condit C., Axelrod D. I. Pliocene floras of California, Oregon // Carn. Inst. Wash. Publ. 1944. N 553. P. 1—407.

Hu H. H., Chaney R. W. A Miocene flora from Shantung province, China. Pt 1. // Carn. Inst. Wash. Publ. 1940. N 507. P. 1—82.

Huzioka K. The Aniai flora of Akita Prefecture, and the Aniai-type floras in Honshu, Japan // J. Min. Coll., Akita Univ. 1964. Ser. A. Vol. 3. N 4. P. 1—83.

Huzioka K., Uemura K. The Late Miocene Sanzugawa Flora of Akita Prefecture, northeastern Honshu, Japan // Bull. Natn. Sci. Mus. Tokyo. 1974. Vol. 17. N 4. P. 325—366.

Mac Ginitie H. D. Fossil plants of the Florissant Beds, Colorado // Carn. Inst. Wash. Publ. 1953. N 599. P. 1—198.

Nakai T. Flora sylvatica Koreana. (19) *Ulmaceae*. 1932. 131 p.

Okutsu H. On the stratigraphy and palaeontology of the Cenozoic plant beds of the Sendai area // Sci. Rep. Tohoku Univ. 1955. Ser. 2. Vol. 26. P. 1—155.

Ozaki K. On *Urticales*, *Ranales* and *Rosales* of the Late Miocene Tatsumitoge Flora. Pt 2. // Bull. Natn. Sci. Mus. Tokyo. 1980. Ser. C. Vol. 6. N 2. P. 33—58.

Sargent Ch. S. Manual of the trees of North America. Boston and New York, 1926. 891 p.

Tanai T., Onoe T. A Mio-Pliocene flora from the Ningyo-toge area on the border between Tottori and Okayama prefecture, Japan // Geol. Surv. Japan. 1961. Rep. 187. P. 1—62.

Tanai T., Suzuki N. Miocene floras of southwestern Hokkaido, Japan. Tertiary floras of Japan. 1963. Pt 2. P. 97—149. (Coll. Assoc. Commen. 80th Anniv. Geol. Surv. Japan).

Tanai T., Suzuki N. Late Tertiary floras from northeastern Hokkaido, Japan // Palaeont. Soc. Japan. Spec. Pap. 1965. N 10. P. 1—117.

Tanai T., Wolfe J. A. Revisions of *Ulmus* and *Zelkova* in the Middle and Late Tertiary of Western North America // Geol. Surv. Prof. Pap. 1977. N 1026. P. 1—11.

Uemura K. Late Miocene Floras in northeast Honshu, Japan. Natn. Mus. Tokyo, 1988. 174 p.

Дальневосточный геологический институт
ДВО РАН
Владивосток

Получено 5 VII 1999

SUMMARY

The *Ulmaceae* representatives *Zelkova zelkovifolia* (Ung.) Bůžek et Kotlaba, *Z. elongata* Suz., *Celtis nathorstii* Tanai et Onoe, not known earlier in the Upper Miocene composition of Primorye Ust-Suifun flora have been recorded basing on the author's materials. Two new species *Celtis subintegerrima* and *C. inaequilateralis* are described and compared with the other fossil findings and living *Celtis*.

УДК 582.734

Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 6

© И. О. Бузунова, А. Т. Кузярин

КОЛЛЕКЦИЯ ТИПОВЫХ ОБРАЗЦОВ ТАКСОНОВ СЕМЕЙСТВА РОЗОЦВЕТНЫХ (*ROSACEAE*) В ГЕРБАРИИ ЛЬВОВСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО ПРИРОДОВЕДЧЕСКОГО МУЗЕЯ НАН УКРАИНЫ (ЛЬВОВ, LWS)

I. O. BUZUNOVA, A. T. KUSJARIN. COLLECTION OF THE *ROSACEAE* TAXA TYPE SPECIMENS IN THE HERBARIUM OF THE STATE MUSEUM OF NATURAL HISTORY OF THE UKRAINIAN NATIONAL ACADEMY OF SCIENCES (LVIV, LWS)

Приводятся сведения о коллекции типовых образцов таксонов семейства розоцветных (*Rosaceae*), хранящихся в Гербарии Львовского государственного природоведческого музея НАН Украины. Коллекция содержит гербарные образцы 27 видовых и 33 внутривидовых таксонов.
Ключевые слова: коллекция, типовые образцы, *Rosaceae*, LWS.

Гербарий сосудистых растений Государственного природоведческого музея НАН Украины г. Львова (LWS) был сформирован в 1940 г. в результате слияния частной коллекции семьи Дзидушицких и гербария Научного общества им. Т. Г. Шевченко. В настоящее время он насчитывает 111.5 тыс. гербарных образцов основного фонда. Самые ранние гербарные сборы датированы 1807 и 1811 гг. и принадлежат Н. Витману. В Гербарии хранятся коллекции Ф. Гербиха, Г. Лобажевского, В. Типецкого, А. Ремана, О. Волощака, Й. Мондальского, И. Пачоского, М. Цингера, Т. Вильчинского, Ф. Фотинюка, М. Г. Попова, А. М. Лазебной и др., преимущественно с территории Западной Украины, а также гербарные образцы 277 видов «Красной книги Украины» (Червона..., 1996). Коллекция типовых образцов представлена таксонами родов *Crataegus*, *Galium*, *Hieracium*, *Poa*, *Rosa*, *Sorbus*, *Typha*.

Основу коллекции типовых образцов таксонов семейства розоцветных (*Rosaceae*) составляют таксоны рода *Rosa*, описанные В. Г. Хржановским. В период работы в музее с 1945 по 1954 г. Хржановский возглавлял исследования по теме «Шиповники европейской части СССР, Крыма и Кавказа». Во время многочисленных экспедиций собран богатейший материал по роду *Rosa*, в основном с территории Украины, определялись запасы сырья витаминоносных видов шиповников, разрабатывались основы практического использования шиповника для производства витаминов. Помимо типов Хржановского в Гербарии музея хранятся типовые образцы таксонов, описанных Б. Блоцким и А. Лоначевским. К сожалению, нам не удалось найти протологи некоторых видов Блоцкого (*Rosa glaucedina*, *R. lamprophylla*, *R. morawskii*, *R. saxicola*, *R. sinkowiensis*), поэтому мы не включили их в каталог.

Нами проведена ревизия коллекции типовых образцов таксонов розоцветных (Климишин и др., 1990), а также выделен дополнительно типовой материал из общего фонда Гербария. Сведения о типовых образцах приводятся в следующем порядке: номенклатурная цитата, категория типа и число гербарных листов, географический район, откуда происходит образец, полный текст гербарной этикетки на языке оригинала, сведения о месте хранения голотипа или лектотипа, цитата из протолога

(приводится в случае расхождения между текстом этикетки и протологом). Принятые в настоящее время административное деление, названия населенных пунктов, а также необходимые дополнения к тексту этикеток указываются в квадратных скобках.

В каталог включены также таксоны, которые по тем или иным причинам не являются действительно обнародованными. Это разновидности, описанные в работе Хржановского (1958) без указания типа, т. е. в нарушение требований ныне действующего Международного кодекса ботанической номенклатуры (МКБН) (Ст. 37.1) (International..., 2000), а также названия таксонов, опубликованные без латинского диагноза. Мы не валидизируем их в данной работе, так как для этого требуется проведение дополнительных полевых исследований, подтверждающих целесообразность их действительного обнародования.

1. *Crataegus popovii* Chrshan. 1947, Бот. журн. АН УРСР, 4, 1—2:79.

Holotypus et isotypi (3): Украина, «Сектор Причорн[оморьских] степів. Окол[иці] М. Одеси: Овідіопол[ьський] р-н, с. Єфимівка. На ракушняковому схилі до Дніпровськ[ого] лиману, 10 IX 1947, [пл.], Хржановський».

2. *Rosa achburensis* Chrshan. 1952, Бот. матер. (Ташкент), 13:45.

Holotypus et isotypus: Киргизия, «Flora Turkestanica Exs. Prov. Fergana, prope Osch, secus fl. Ach-bura in decliv[ibus] et abruptis argillosis, 3300′, 23 VI 1901, [fr.], Alexeenko».

Примечание. Местом хранения типа этого вида В. Г. Хржановский указал Ботанический институт РАН (LE), однако гербарный образец, помеченный им самим как «typus», находится во Львове (LWS).

3. *R. andrzejowskii* Stev. ex Bess. var. occidentalis Chrshan. 1954, Фл. УРСР, 6:583 , 232.

Holotypus: Украина, «Волынс[кая] губ., [Ковельский уезд] около [г.] Ковеля, между кустарниками, 6 VI 1856, [цв.], Рогович».

4. *R. bordzilowskii* Chrshan. 1952, Бот. журн. АН УРСР, 9, 4:57.

Isotypi (5): Украина, «[Запорожская обл., Розовский р-н, с. Розовка], Каменные Могилы (Приазовье), 20 VIII 1947, [пл.], Хржановский, Лазебная».

Holotypus — KW!

5. *R. borysthenica* Chrshan. 1954, Фл. УРСР, 6:584, 238.

Holotypus et isotypi (7): Украина, «Дніпропетровська обл., Дніпропетровський р-н, с. Рибальське, від села 5 км, балка Западня, 28 VI 1949, [пл.], Лазебна».

6. *R. canina* L. var. *dominii* Chrshan. 1949, Бот. журн. АН УРСР, 6, 1:67.

Isotypi (3): Украина, «Закарпатська обл., [Мукачівський р-н], Мукачеве, 11 VI 1947, [пл.], Хржановський».

Holotypus — KW.

7. *R. caryophyllacea* Bess. var. *błockii* Chrshan. 1954, Фл. УРСР, 6:192, nom. invalid. (sine descr. lat.).

Specimen authenticum («Typus» in sched.): Украина, «Станіславська [Івано-Франківська] обл., с. Островець [Острівець], м. Городенка, 18 VII 1946, [пл.], Хржановський».

По протологу: «Станіславська обл., Гвоздецький р-н, Островець».

8. *R. caryophyllacea* Bess. var. *lonaczewskii* Litv. 1911, Schedae Herb. Fl. Ross. 7:59, N 2139.

Isolectotypus: Украина, «Окр. Киева. Обрывы к Днепру над цепным мостом, 2 VI 1908, цв., А. Лоначевский».

Lectotypus (Бузунова, 1996:47) — LE!

Syntypus: Украина, «Окр. Киева. Обрывы к Днепру над цепным мостом, 24 VII 1908, пл. и беспл. ветви, А. Лоначевский».

9. *R. chomutoviensis* Chrshan. et Lasebna, 1952, Бот. журн. АН УРСР, 9, 4 : 60.

Isotypi (13): Украина, «Приазов'є, [Донецька обл., Новоазовський р-н, с. Хомутове], Хомутовський степ, лів[ий] б[ерег] р. Грузьк[ого] Єланчика, півд[енний] схил, 26 VIII 1947, [пл.], Хржановський, Лазебна».

Holotypus — KW!

10. *R. chomutoviensis* Chrshan. et Lasebna var. *kubensis* Chrshan. 1958, Розы: 294, nom. invalid. (sine typo); Хржан. 1954, Фл. Азерб. 5 : 159, nom. invalid. (sine descr. lat.).

Specimina authentica (2) («Typus» et «Isotypus» in sched.): «Азерб[айджанская] ССР, Закатальский р-н, с. Джары, в кустарниках, 30 VIII 1944, [пл.], [sine collect.]».

Примечание. Разновидность опубликована без указания типа, но гербарные образцы с рукописной пометкой Хржановского «Typus» и «Isotypus» хранятся во Львове (LWS). Коллектор на гербарных этикетках и в протологе не указан.

11. *R. chomutoviensis* Chrshan. var. *latifolia* Chrshan. 1958, Розы: 293, nom. invalid. (sine typo).

Specimina authentica (5) («Typus» et «Isotypus» [4] in sched.): Украина, «Дніпропетровська обл., Перещепинський [Новомосковський] р-н, с. Андріївка, на поляні в лісі, 24 VI 1949, [пл.], Лазебна».

По протологу: «Описан с Украины (Днепропетровская обл.); тип в гербарии Львовского научно-природоведческого музея АН УССР».

12. *R. ciesielskii* Błocki var. *curvata* Chrshan. 1954, Фл. УРСР, 6 : 584, 241.

Holotypus et isotypus: Украина, «с. Добротів, Ланчинського [Надвірнянського] р-ну, Станіславської [Івано-Франківської] обл., уроч[ище] Ушовиць, 5 IX 1949, [пл.], Вараницький».

13. *R. cinnamomea* L. var. *acutifolia* Chrshan. 1954, Фл. УРСР, 6 : 585, 251.

Holotypus et isotypi (13): Украина, «Дніпропетровська обл., Котовський [Магдалинівський] р-н, окол[иця] с. Котовка, лів[ий] б[ерег] р. Орель, на лузі, 26 VI 1949, [пл.], Лазебна».

14. *R. cinnamomea* L. var. *glabrifolia* Chrshan. 1954, Фл. УРСР, 6 : 585, 251.

Holotypus: Украина, «Ровенська [Рівненська] обл., Клеванський [Рівненський] р-н, с. Застав'я, біля річки Горинь, 22 VII 1948, [пл.], Бусел».

По протологу: «RSS Ucr., ditio Rovnensis, distr. Klevaniensis, ad fl. Horyn prope pag. Novostav, 20 VII 1948, Bussel».

Примечание. На гербарных образцах, помеченных Хржановским как «Typus» (LWS) и «Cotypus» (ТСХА!, Москва), место сбора и дата отличаются от указанных в протологе. Ошибка возникла, вероятно, при публикации протолога.

15. *R. corymbifera* Borkh. var *angustata* Chrshan. 1958, Розы: 190; Хржан. 1954, Фл. УРСР, 6 : 210, nom. invalid. (sine descr. lat.).

Specimen authenticum («Typus» in sched.): Украина, «Станіславська [Івано-Франківська] обл., Жаб'ївського [Верховинського] р-ну, с. Яблуниця, на схилі, 20 IX 1949, [пл.], Слободян».

16. *R. corymbifera* Borkh. var. *oksijukii* Chrshan. 1958, Розы: 191; Хржан. 1954, Фл. УРСР, 6 : 211, nom. invalid. (sine descr. lat.).

Specimen authenticum («Typus» in sched.): Украина, «Київська обл., Білоцерківський р-н, м. Біла Церква, Палієва гора, 7 VIII 1924, [пл.], P. Oksijuk».

17. *R. corymbifera* Borkh. var. *querceta* Chrshan. 1958, Розы: 192, nom. invalid. (sine descr. lat.).

Specimen authenticum («Paratypus» in sched.): Молдова, «Атакский р-н, с. Сударка, дубовый лес, 3 VIII 1953, [пл.], М. Пожарисская, Т. Гейдеман».

18. *R. corymbifera* Borkh. var. *setoso-pedicellata* Chrshan. 1958, Розы: 192, nom. invalid. (sine typo).

Specimina authentica (2) («Cotypus» in sched.): «Transcaucasia, Aserbajdzan, distr. Kuba, in viciniis opp. Kuba, ad ripam dextram fl. Kudial-tschaj, in fruticetis, 7 VIII 1941, [fr.], T. Heideman».

19. *R. czackiana* Bess. 1822, Enum. Pl. Volhyn.: 66, emend. Chrshan. 1949, Сб. научн. тр. Львов. вет. инст. 2, 1:255.

Isoneotypus: Украина, «Львівська обл., [Кам'янсько-Бузький р-н], ст[анція] Кам'янка-Струмілова [Кам'янка-Бузька], 14 IX 1947, [пл.], М. Попов».

Neotypus (Хржановский, 1949:257) — KW!

20. *R. elliptica* Tausch var. *moldavica* Chrshan. 1958, Розы: 306.

Holotypus et isotypus: «Молдавська РСР, Страшенський р-н, с. Лозово, Лозовський лісгосп., на опушці лісу, 15 VI 1949 [пл.], Лазебна».

21. *R. fedorovii* Sumn. ex Chrshan. 1952, Бот. матер. (Ташкент), 13:41.

Holotypus: «Kirghisia australis. In montibus Alaschtau jugi Fergапici. In dumetis ad ripas marmoreas ripae dextrae fluminis Ermendu, 8 VII 1945, [ff., fr.], Fedorov et Iljina».

По протологу: «Kirghisia meridionalis. In montibus Alaschtau jug. Ferganici. In dumetis ad ripas marmoreas ripae dextrae fluminis Ermendu, A. Fedorov, E. Iljina».

22. *R. fedoseevii* Chrshan. 1952, Бот. журн. АН УРСР, 9, 4:65.

Holotypus et isotypi (7): Украина, «Сталінська [Донецька] обл., Ольгинський [Волноваський] р-н, [с.] В[елико-]Анадоль, 17 VIII 1947, [пл.], Хржановський, Постриганъ, Лазебна».

По протологу: «ditio Staliniensis, distr. Olginiensis, Velykyi Anadol».

23. *R. foetida* Herrm. var. *glabrata* Chrshan. 1954, Фл. УРСР, 6:585, 278.

Holotypus et isotypi (3): Украина, «Сталінська [Донецька] обл., Тельманівський р-н, в окол[иці] с. Ст[ара] Мар'янівка [Старомар'ївка], по р. Кальміус, 2 IX 1947, [пл.], В. Хржановський, А. Лазебна».

24. *R. gorenkensis* Bess. var. *glabrifoliolata* Chrshan. 1958, Розы: 343.

Holotypus: Украина, «Львівська обл., Олеський [Буський] р-н, с. Кути, на полі, 5 VIII 1949, [пл.], О. Хотинецький».

25. *R. gypsicola* Błocki, 1889, Bot. Centralbl. 39, 9:246.

Holotypus: Украина, «Kaczanówka pr. Skatat, Błocki».

По протологу: «An Waldrändern in Kaczanówka bei Skatat (Nordostgalizien), aus Gypsboden nicht selten».

26. *R. heterostyla* Chrshan. 1949, Бот. журн. АН УРСР, 6, 1:68.

Isotypi (2): Украина, «Закарпатська обл., Воловецька округа [Воловецький р-н], с. Латорка [Латірка], підніжжя г[ори] Пікуй, 30 VI 1946, [пл.], Хржановський».

Holotypus — LE!

По протологу: «УРСР, Закарпатська обл., Воловецька округа, г. Пікуй».

27. *R. huntica* Chrshan. 1948, Бот. журн. АН УРСР, 5, 2:50.

Isotypi (2): Таджикистан, «Западный Памир. Среднее течение реки Гунт, Чиртымский завал берега реки и склоны под самой рекой. Скопление крупного обломочного материала под самой рекой, 2800 м над ур. м., 21 IX 1946, [пл.], К. В. Станюкович, Т. Н. Кишковский».

Holotypus — KW!

28. *R. kalmiussica* Chrshan. et Lasebna, 1958, Розы: 200; Хржан. и Лазебная, 1954, в Хржан. Фл. УРСР, 6:213, nom. invalid. (sine descr. lat.).

Specimina authentica (4) («Typus» et «Isotypus» [3] in sched.): Украина, «Сталінська [Донецька] обл., Тельманівський р-н, окол[иця] с. Миколаівки, лів[ий] бер[ег] р. Кальміус, 25 V 1948, [цв.], Лазебна».

29. *R. kalmiussica* Chrshan. et Lasebna var. *kelleriana* Chrshan. 1958, Розы: 202; Хржан. 1954, Фл. УРСР, 6:216, nom invalid. (sine descr. lat.).

Specimen authenticum («Typus» in sched.): Украина, «[Донецька обл., селище] Юзова [Юзівка], Донбасс [м. Донецьк], схили над Кальміусом [р. Кальміус] унизу. Біля Ларинського кар'єру, 30 V 1924, [цв.], М. Клоков».

Примечание. Местом хранения типа этой разновидности в протологе указан Киев (KW), но, как оказалось, типовой образец находится во Львове (LWS).

30. *R. knappii* Błocki, 1889, Bot. Centralbl. 40, 7:197.

Holotypus: Украина, Тернопольская обл., Бучацкий р-н, с. Переволока, «Przewloka (w pow. Buczackim) nad brzegiem Strypy, 1886, [fr.], Błocki».

По протологу: «An den Rändern der lichten Gebüsche an kalkreichen Uferabhängen des Strypaflüsses zwischen Przewloka und Buczacz in Südostgalizien».

31. *R. koslowskii* Chrshan. 1952, Бот. журн. АН УРСР, 9, 4:67.

Holotypus: Грузия, «[Западный Кавказ, Кутаисский округ, Сурамский хребет], окр[естности] Боржома [г. Боржоми], между Цеми и Цагвери, 30 VIII 1923, [пл.], W. Kozlowsky».

По протологу: «Caucasus, jugum Suramiense in reg. Borshomi, 30 VIII 1923, Koslovski».

Примечание. Местом хранения типа этого вида в протологе указан Киев (KW), но, как оказалось, типовой образец находится во Львове (LWS).

32. *R. koso-poljanskii* Chrshan. 1950, Бот. матер. (Ленинград), 13:116.

Holotypus: Украина, «с. Молодія, Чернівецького [Глибоцького] р-ну, Чернівецької обл., під лісом, 28 VIII 1949, [пл.], Валента».

33. *R. lazarenkoi* Chrshan. 1950, Бот. матер. (Ленинград), 13:118.

Holotypus: Украина, «Чернівецька обл., Вижницький р-н, с. Мілієве, на схилі в чагарнику, 16 VIII 1949, [пл.], Вараницький».

По протологу: «Черновицкая обл. УРСР, Вижницкий р-н, 16 VIII 1949, Вараницкий».

34. *R. litvinovii* Chrshan. 1950, Визн. росл. УРСР: 154, nom. invalid. (sine descr. lat.).

Specimen authenticum («Isotypus» in sched.): Украина, «Сталінська [Донецька] обл., [с. Анадоль], Маріупільска [агролісо]меліоративна станція, на узліссі, 15 VIII 1947, [пл.], Хржановський, Лазебна». «Typus» in sched. — KW!

35. *R. litvinovii* Chrshan. var. *berehowiensis* Chrshan. 1954, Фл. УРСР, 6:580, 218, nom. invalid. (R. litvinovii Chrshan. nom. invalid.).

Specimina authentica (4) («Typus» et «Isotypus» [3] in sched.): Украина, «Закарпатська обл., Берегівський [Іршавський] р-н, окол[иця] с. Хмільник, 18 VI 1947, [пл.], Хржановський».

По протологу: «RSS Ucr., ditio Transcarpatica, distr. Berehowiensis, prope pag. Chmelnyk, 15 VI 1947, Chrshanowsky».

Примечание. Расхождение в дате сбора, указанной в протологе и на гербарном образце, вероятно, следует отнести за счет типографской опечатки.

36. *R. litvinovii* Chrshan. var. *pennata* Chrshan. 1954, Фл. УРСР, 6:580, 218, nom. invalid. (R. litvinovii Chrshan. nom. invalid.).

Specimina authentica (2) («Typus» et «Isotypus» in sched.): Украина, «Сталінська [Донецька] обл., Приморський [Володарський] р-н, с. Кальчик, прав[ий] берег нижче Кальця, 2 IX 1947, [пл.], Постригань».

37. *R. litvinovii* Chrshan. var. *slobodjanii* Chrshan. 1954, Фл. УРСР, 6:580, 218, nom. invalid. (*R. litvinovii* Chrshan. nom. invalid.).

Specimen authenticum («Typus» in sched.): Украина, «с. Смодна, Косівського району, Станіславської [Івано-Франківської] обл. В вільховому чагарнику, 25 IX 1949, [пл.], М. Слободян».

По протологу: «RSS Ucr. ditio Stanislaviensis, distr. Kossoviensis, in alneto prope pag. Smodna, 27 IX 1949, Slobodian».

Примечание. Расхождение в дате сбора, указанной в протологе и на гербарном образце, вероятно, следует отнести за счет типографской опечатки.

38. *R. micrantha* Smith var. *divisa* Chrshan. 1958, Розы: 276; Хржан. 1954, Фл. УРСР, 6:197, nom. invalid. (sine descr. lat.).

Specimen authenticum («Typus» in sched.): Украина, «Закарпатська обл., Мукачівський р-н, в окол[иці] м. Мукачева на зрубах дубового лісу (*Q. sessilis*), 12 VI 1947, [пл.], Хржановський».

39. *R. mukatscheviensis* Chrshan. 1952, Бот. журн. АН УРСР, 9, 4:62.

Isotypus: Украина, «[Закарпатська обл., Мукачівський р-н.] Мукачеве, Виноградна гірка, півд[енно]-східні схили, 12 VI 1947, [пл.], Хржановський».

Holotypus — KW!

40. *R. parviuscula* Chrshan. et Lasebna, 1949, в Хржан. Сб. научн. тр. Львов. вет. инст. 2, 1:265; Хржан. и Лазебная, 1949, в Хржан. Бот. журн. АН УРСР, 6, 4:87.

Isotypus: Украина, «Тернопільська обл., Заліщицький р-н, окол. с. Кулаківці, пр[авий] бер[ег] р. Серет на південному схилі, 28 VII 1947, [пл.], Хржановський, Лазебна».

Holotypus — KW!

41. *R. pendulina* L. var. *opaca* Chrshan. 1954, Фл. УРСР, 6:585, 256.

Holotypus: Украина, «с. Сергії, Путильського р-ну, Чернівецької обл., сильно проріджений смерек[овий] ліс над потоком при дорозі, 10 VIII 1949, [пл.], Вараницький».

42. *R. pendulina* L. var. *popovii* Chrshan. 1954, Фл. УРСР, 6:585, 254.

Holotypus et isotypi (2): Украина, «Хут[ір] Руська, Путильського р-ну, Чернівецької обл., в смереково-бук[ово-]ялицевому лісі, 8 VIII 1949, [пл.], Вараницький».

43. *R. pohrebniakii* Chrshan. et Lasebna, 1951, Донов. АН УРСР, 1:38.

Holotypus et isotypi (3): Украина, «Тернопільска обл., Заліщицький р-н, окол[иця] с. Добрівляни [м. Заліщики], серед чагарників, 30 VIII 1950, [пл.], Лазебна».

По протологу: «Districtus Tarnopoliensis USSR, Reg. Zalischtschyki, pag. Dobrovlany in sinistris stepposis declivitatibus ad fl. Dnister (KW)».

Примечание. Местом хранения типа этого вида в протологе указан Киев (KW), но, как оказалось, типовой образец хранится во Львове (LWS).

44. *R. prutensis* Chrshan. 1954, Фл. УРСР, 6:580, 220.

Holotypus: Украина, «Станіславська [Івано-Франківська] обл., Коломийский р-н, над [р.] Прутом у лузі, 18 VIII 1948, [пл.], Микитюк».

45. *R. schmalhauseniana* Chrshan. 1954, Фл. УРСР, 6:581, 222.

Holotypus et isotypi (4): Украина, «с. Ділятин, Яремчанського [Надвірнянського] р-ну, Станіславської [Івано-Франківської] обл., на схилах над [р.] Прутом, 6 IX 1949, [пл.], Вараницький».

46. *R. schmalhauseniana* Chrshan. var. *leiopedicellata* Chrshan. 1954, Фл. УРСР, 6:582, 225.

Holotypus et isotypus: Украина, «Сталінська [Донецька] обл., Будьоннівський [Новоазовський] р-н, [с. Хомутове], Хомутовський степ, на півд[енному] схилі, 25 VIII 1947, [пл.], Лазебна».

47. *R. schmalhauseniana* Chrshan. var. *parvifoliolata* Chrshan. 1954, Фл. УРСР, 6:582, 225.

Holotypus et isotypi (6): Украина, «Тернопільська обл., Заліщицький р-н, окол[иця] с. Касперівці, на схилах р. Дупа (притока Дністра), 25 VII 1947, [цв., пл.], Хржановський».

48. *R. schmalhauseniana* Chrshan. var. *pilosa* Chrshan. 1954, Фл. УРСР, 6:582, 226.

Holotypus et isotypi (2): Украина, «с. Яблунька, Солотвинського р-ну, Станіславської [Івано-Франківської] обл., лів[ий] бер[ег] р. Бистр[иці]-Солотвинської, 22 IX 1949, [пл.], Мельничук».

49. *R. schmalhauseniana* Chrshan. var. *stepposa* Chrshan. 1954, Фл. УРСР, 6:581, 225.

Holotypus et isotypi (13): Украина, «Сталінська [Донецька] обл., Будьоннівський [Новоазовський] р-н, [с. Хомутове] Хомутовський степ, лів[ий] б[ерег] р. Грузький Єланчик, 26 VIII 1947, [пл.], Лазебна».

50. *R. sosnowskyi* Chrshan. 1951, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 16:78.

Holotypus et isotypus: «Азербайджанская ССР, Кубинский р-н, лев[ый] бер[ег] р. Кусарчай, в окрестн[ости] с. Чылыгири, 26 IX 1948, [пл.], Хржановский, Лазебная».

51. *R. spinosissima* L. var. *codryensis* Chrshan. 1958, Розы: 412.

Holotypus: «Молдавская ССР, Кодры, Котовский р-н, ю[го]-з[ападные] склоны у сел. Меришень, водораздел р. Кагильник и Серача, 28 VIII 1949, [пл.], Борисова».

52. *R. subafzeliana* Chrshan. var. *curvata* Chrshan. 1954, Фл. УРСР, 6:584, 234.

Holotypus et isotypi (3): Украина, «Півд[енно-] зах[ідні] околиці [м.] Болехова, Болехівського [Долинського] р-ну, Станіславської [Івано-Франківської] області, 12 VIII 1949, [пл.], Малиновський».

53. *R. subpomifera* Chrshan. 1950, Бот. журн. АН УРСР, 7, 2:72.

Isotypus: Украина, «[Донецька обл., Новоазовський р-н, с. Хомутове], Хомутовський степ, по схилах р. Грузьк[ий] Єланчик, 26 VIII 1947, [пл.], Хржановський, Лазебна».

Holotypus — KW!

Примечание. По протологу местом сбора типового образца являются склоны р. Кальмиус, однако на гербарных этикетках голотипа (KW!) и изотипов (LWS! и ТСХА!, Москва) указана р. Грузский Еланчик.

54. *R. svanetica* Crép. var. *ismailskiana* Lonacz. 1911, Schedae Herb. Fl. Ross. 7:55, N 2131.

Isotypus: Россия, «Терская обл., бл[из] г. Кисловодска. Один куст у забора частной усадьбы на юго-восток от нового парка. 2 VI 1909, цв. и беспл. ветви, А. Лопачевский».

Holotypus — LE!

55. *R. tomentella* Léman ex Cass. var. *antonowii* Lonacz. 1910, Русск. бот. журн. 3:26.

Lectotypus (Buzunova et Kusjarin, h. l.): Украина, Полтавская обл., «Rossija, prov. Poltawa, urb. Lubny, in declivibus, 21 VII 1908, [fr.], A. Lonatschewskij (sub nom. *R. tomentella* Léman subsp. *antonowii* Lonacz.)» (LWS!).

Syntypus: Украина, Полтавская обл., «Rossija, prov. Poltawa, urb. Lubny, in declivibus, 10 VI 1908, [fl.], Lonatschewskij».

По протологу: «г. Лубны Полт[авской] губ.».

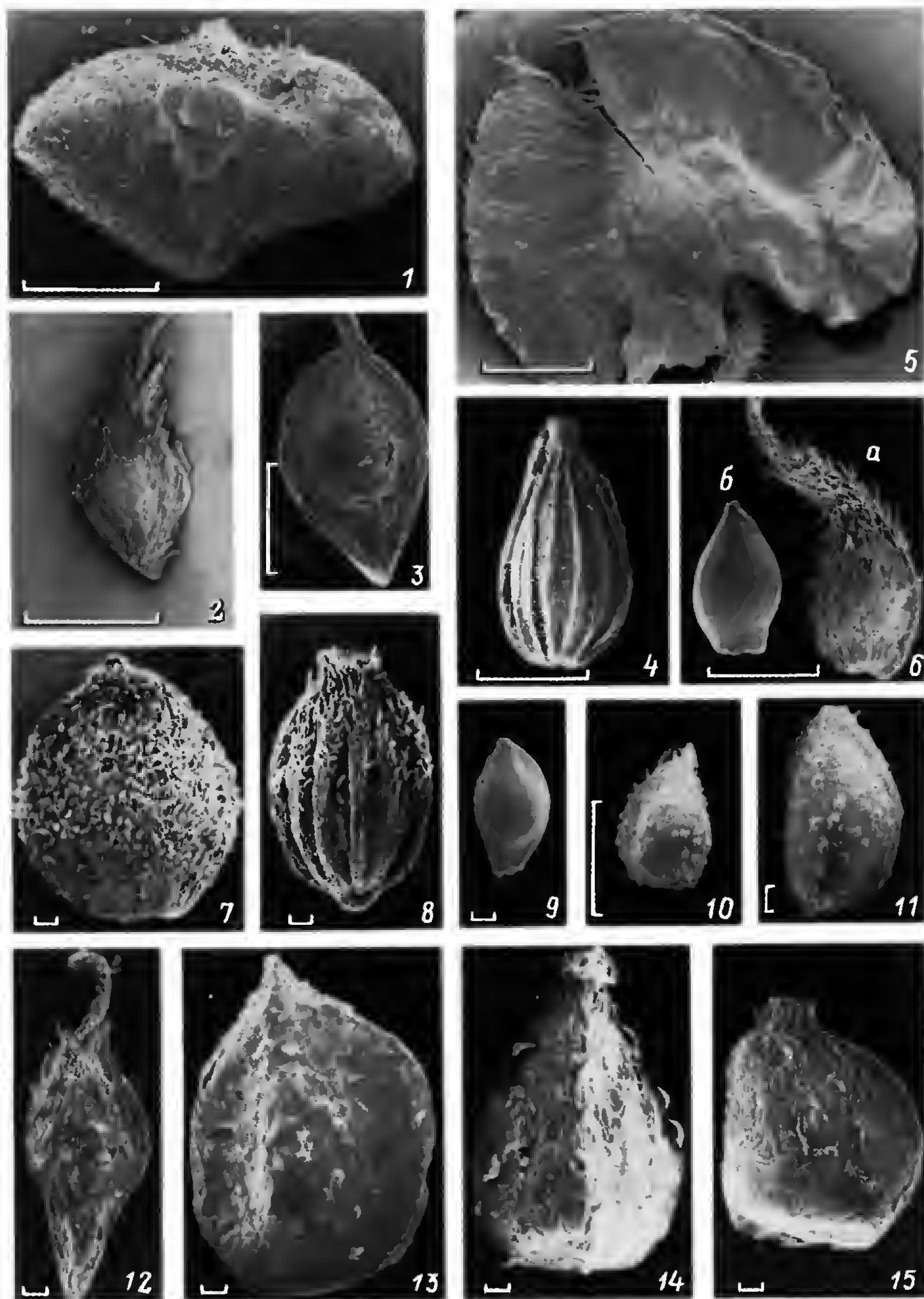


Таблица I. Внешний вид плода у представителей трибы *Boehnerieae*.

1, 2 — *Boehmeria ramiflora* (*1* — Венесуэла, *2* — Вест-Индия, Гренада); *3* — *B. zieboldiana*; *4, 5* — *Pouzolzia hirta* (разные образцы); *6* — *P. poeppigiana* (*а* — в околоцветнике, *б* — без него); *7* — *Pipturus argenteus*; *8* — *P. asper*; *9* — *P. arborescens* (без околоцветника); *10* — *Phenax ballotaefolius*; *11* — *P. sonnerantii*; *12* — *Archiboehmeria atrata*; *13* — *Touchardia latifolia* (без околоцветника); *14* — *Maoutia puya*; *15* — *Leucosyce capitellata*. Масштабная линейка: *1—7, 10* — 1000 мкм, *8, 9, 11—15* — 100 мкм.

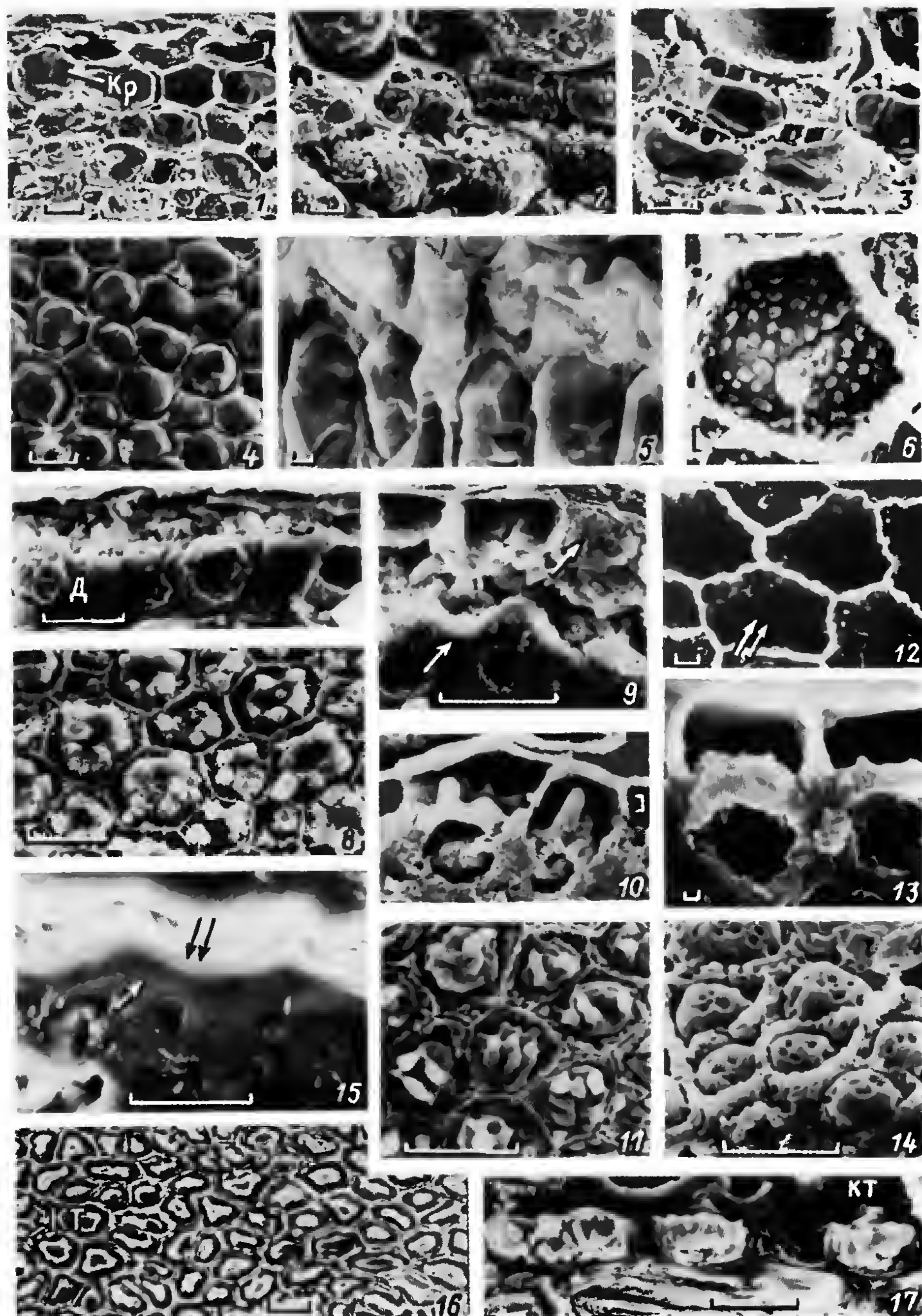


Таблица II. Строение кристаллоносного слоя перикарпия у представителей трибы *Boehmerieae*.

1—3, 5, 7, 9, 10, 13, 15, 17 — иа поперечном срезе плода, *4, 6, 8, 11, 12, 14, 16* — вид сверху, НТС удалена. *1* — *B. ramiflora*; *2, 3* — *B. repens*; *4* — *B. biloba*; *5* — *B. bullata* subsp. *coriacea*; *6* — *Myriocarpa longipes*; *7, 8* — *Astrothalamus reticulatus*; *9—11* — *Oreocnide frutescens* (*10* — после обработки плавиковой кислотой); *12—14* — *O. integrifolia* (*12* — смежный с кристаллоносным слой мезокарпия; *13, 14* — после обработкн плавиковой кислотой); *15* — *Nothocnide molissima*; *16, 17* — *Neraudia melatostomaefolia*. Д — друза оксалата кальция, Кр — кристалл, КТ — кремниевые тельца. Масштабная линейка: *1—4, 7—9, 11, 14—17* — 10 мкм, *5, 6, 10, 12, 13* — 1 мкм.

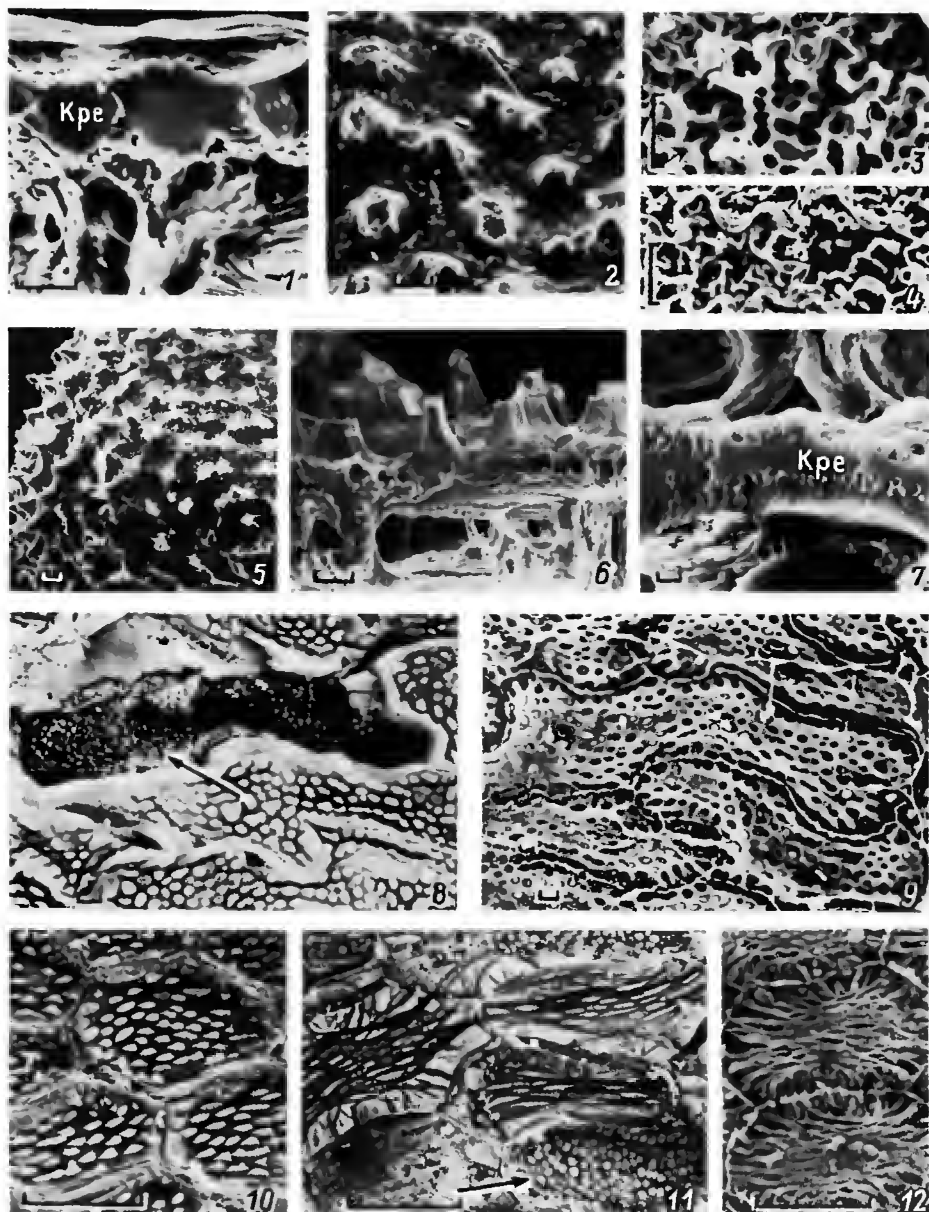


Таблица III. Строение содержащего кремнезем внутреннего слоя мезокарпия в родах *Leucosyce*, *Maoutia*, *Neodistemon* и *Pipturus*.

1—3 — *Leucosyce candidissima*: *1* — на поперечном срезе, *2* — вид сверху, НТС удалена, *3* — ВТС клеток; *4, 5* — *Maoutia diversifolia*: *4* — ВТС клеток, *5* — вид слоя сверху; *6* — *M. puya*, на поперечном срезе; *7—9* — *Neodistemon indicum*: *7* — на поперечном срезе, *8* — вид сверху, НТС удалена, видны клетки с минеральным содержимым и без него (показано стрелкой), *9* — НТС клеток; *10—12* — *Pipturus*: *10* — *P. kauaiensis*, клетки с содержимым, НТС удалена, *11, 12* — *P. arborescens* (*11* — клетки с содержимым и без него (показано стрелкой), НТС удалена, *12* — НТС клеток). Кре — кремнезем. Масштабная линейка: *1, 2, 4, 5, 9—12* — 10 мкм, *3, 6, 7, 8* — 1 мкм.

К с. 29

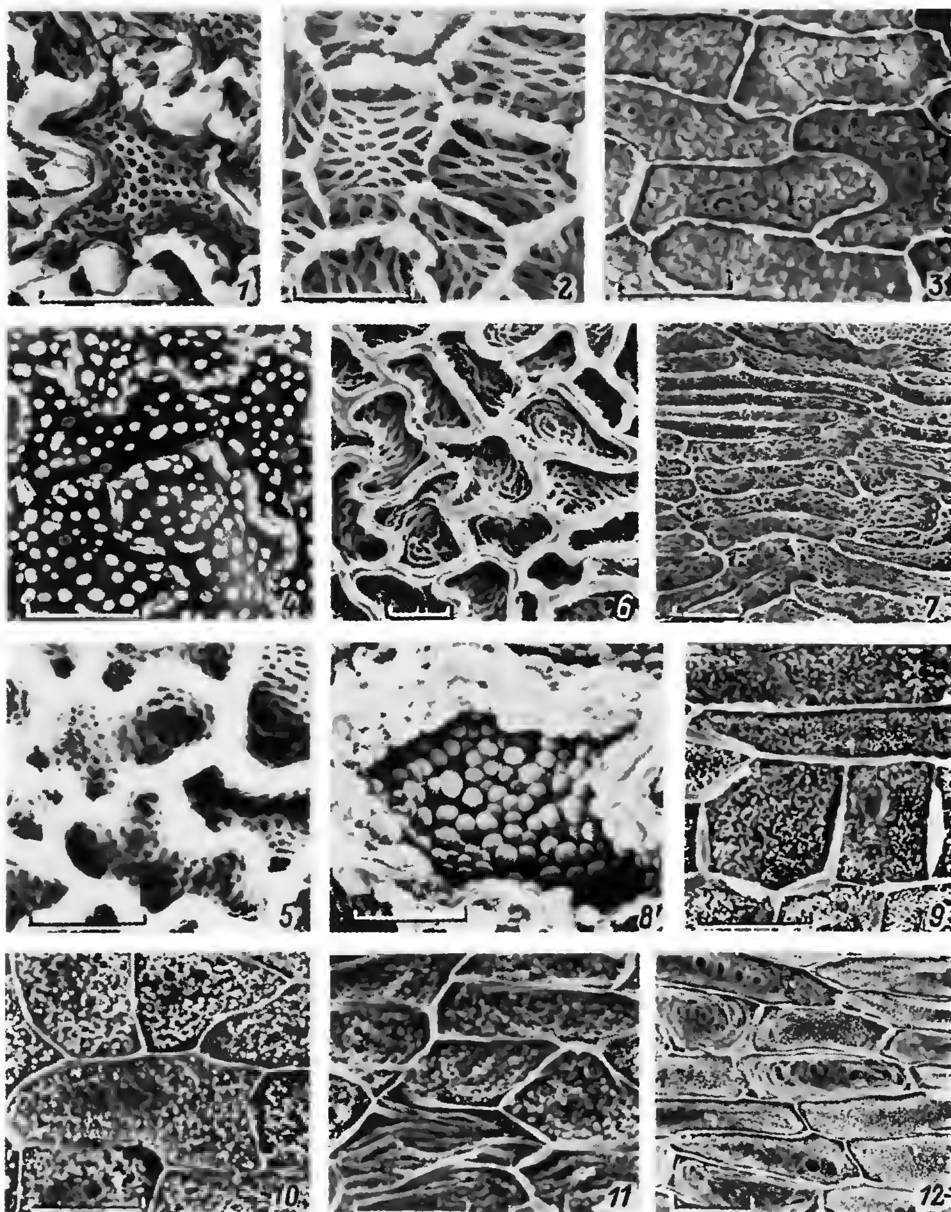


Таблица IV. Строение внутреннего слоя мезокарпия в роде *Pouzolzia*.

1—3: НТС клеток, *1* — *P. sanguinea* subsp. *sanguinea* var. *sanguinea*, *2* — *P. conglobata*, *3* — *P. denudata*; *4—12*: ВТС клеток, покрытая содержимым (*4*) и без него (*5—12*), *4, 5* — *P. occidentalis* var. *occidentalis*, *6* — *P. obliqua*, *7* — *P. aspera*, *8* — *P. sanguinea*, *9* — *P. parasitica*, *10* — *P. pringlei*, *11* — *P. laevis*, *12* — *P. arachnoidea*. Масштабная линейка: *1—12* —10 мкм.





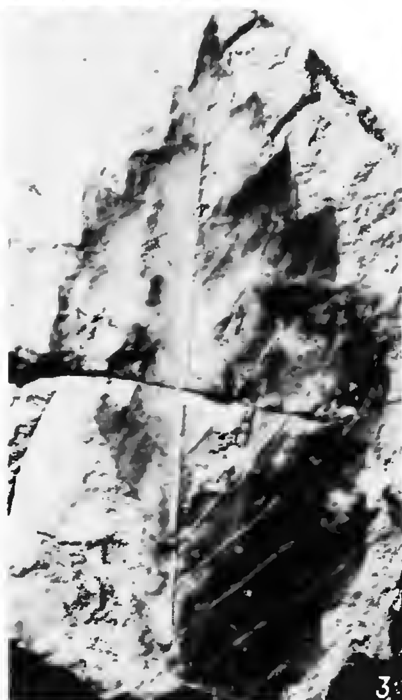




Таблица I.

1, 2 — *Zelkova zelkovifolia*, кол. 9017, обр. 511, 418; *3, 4* — *Zelkova elongata*, кол. 4130, обр. 300, 258.

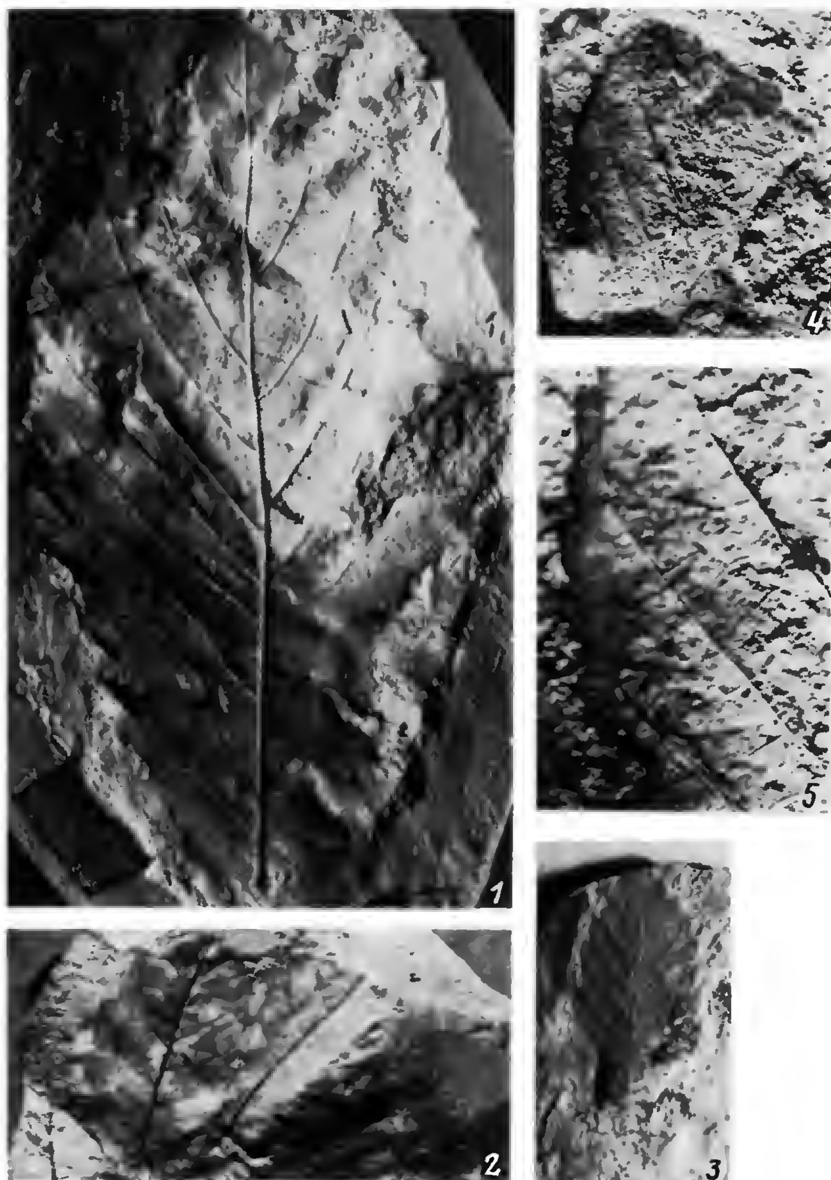


Таблица II.

1—3 — *Zelkova elongata*, кол. 4130, обр. 277, 334, кол. 9032, обр. 7; *4, 5* — *Celtis* cf. *nathorstii*, кол. 4130, обр. 405, то же, ×2.5.



Таблица III. *Celtis subintegerrima* sp. nov.

1, 4 — кол. 9017, обр. 638, 638а — отпечаток и противоотпечаток (голотип); *2, 3* — обр. 638, ×2.5 (фрагменты листа).









Таблица IV. *Celtis inaequilateralis* sp. nov.

1—4 — кол. 9017, обр. 500 (голотип), 366; 2, *3* — обр. 500, ×2.5 (фрагменты левого и правого края листа).

56. *R. tomentosa* Smith var. *calcicola* Chrshan. 1954, Фл. УРСР, 6 : 237, nom. invalid. (sine descr. lat.).

Specimina authentica (15) («Typus» et «Isotypus» [14] in sched.): Украина, Львовская обл., с. Кривчицы, «Krzcywczyce in coll. calc. dumet. „Chomiec", 8 VI 1908, [fl.], Błocki».

57. *R. tomentosa* Smith var. *ucrainica* Lonacz. ex Chrshan. 1958, Розы: 256.

Holotypus: Украина, «[Житомирская обл.], Кіев[ская] губ., [Бердичевский р-н], около [г.] Бердичева, между кустарниками, 25 VI 1851, [пл.], Рогович».

Примечание. Местом хранения типа этой разновидности в протологе указан Киев (KW), но, как оказалось, типовой образец находится во Львове (LWS). Дата сбора на гербарной этикетке также отличается от указанной в протологе (25 июля).

58. *R. volhyniensis* Chrshan. 1952, Бот. журн. АН УРСР, 9, 4 : 63.

Isotypi (2): Украина, «Волинь, [Тернопільська обл., Кременецький р-н], Крем'янець [м. Кременець], Хрестова гора, 30 VI 1947, [пл.], М. Г. Попов, В. Г. Хржановський».

Holotypus — KW!

59. *R. ucrainica* Chrshan. 1949, Сб. научн. тр. Львов. вет. инст. 2, 1 : 262; Хржан. 1949, Бот. журн. АН УРСР, 6, 4 : 80.

Isotypus: Украина, «Ворошиловградская [Луганская] обл., Лимаревский р-н, Лимаревский гос[ударственный] кон[ный] завод. Прав[ый] берег д. Деркула, степные склоны балки, 2 VIII 1938, [пл.], Н. Косец».

Holotypus — KW!

Примечание. При цитировании гербарной этикетки в протологе в Сб. науч. трудов (l. c.) коллектором указан М. Котов, а в Бот. журн. (l. c.) — М. Котов и Н. Косец.

60. *Sorbus taurica* Zinserl. 1939, Фл. СССР, 9 : 497, 400.

Lectotypus (Buzunova et Kusjarin, h. l.): Украина, «Крым. По склонам на горе Крестовой бл. Алупки, 12 [24] V 1900, [цв.], Д. Сырейщиков» (LE!).

Isolectotypus — LWS!

Syntypus: Украина, «Крым. По склонам на горе Крестовой бл. Алупки, 12 [24] VI 1900, [пл.], Д. Сырейщиков».

Примечание. Типом названия таксона является изданный гербарный образец Гербария Флоры России (Exs. N 969), определенный как *Sorbus aria* Crantz var. *graeca* Boiss. Издание эксикат «Список растений Гербария русской флоры» осуществляется Ботаническим институтом им. В. Л. Комарова (Санкт-Петербург, LE), поэтому мы принимаем LE как место хранения голотипов и лектотипов названий таксонов, впервые опубликованных в данном издании. Кроме того, на образце, хранящемся в LE, есть пометка Ю. Д. Цинзерлинга «Typus». Так как на гербарном листе помещены части растения в разных фенофазах, а на этикетке указаны 2 даты, произведен выбор лектотипа согласно МКБН (Ст. 9.9, Прил. 3) (International..., 2000).

Благодарности

Работа выполнена при частичной поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 99-04-49792).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бузунова И. О. Типовая коллекция рода *Rosa* (*Rosaceae*) в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (Санкт-Петербург, LE). 1. Таксоны рода *Rosa*, описанные с территории Восточной Европы // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 11. С. 45—53.

Климишин А. С., Лазебна А. М., Кулик Т. Г. Типы и котипы таксонов, описанных В. Г. Хржановским по родам *Crataegus* и *Rosa* семейства *Rosaceae* // Каталог музейных фондов. Львов, 1990. С. 64—70.

Хржановский В. Г. Розы. Филогения и систематика. М., 1958. 497 с.

Червона книга України: Рослинний світ. Київ, 1996. 602 с.

International Code of Botanical Nomenclature (Saint Louis Code), adopted by the Sixtcenth International Botanical Congress, St Louis, Missouri, July—August 1999. Königstein, 2000. 474 p. (Rcgn. Veg. Vol. 138).

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург
Государственный природоведческий музей
НАН Украины
Львов

Получено 15 III 2000

SUMMARY

The list of the *Rosaceae* taxa typc specimens from the Herbarium of the State Museum of Natural History, Ucrainian National Academy of Sciences (LVIV, LWS) is presented. The catcgory of the type, herbarium labcls for 27 specics and 33 varietatcs are given. In the present publication we did not validate the names of some *Rosa* taxa dcscribed by V. G. Chrshanovsky.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.734

© B. A. Yurtsev

ANNOTATED CHECK-LIST OF THE GENUS *POTENTILLA* (*ROSACEAE*) IN THE CIRCUMPOLAR ARCTIC

Б. А. ЮРЦЕВ. АННОТИРОВАННЫЙ СПИСОК ВИДОВ РОДА *POTENTILLA* (*ROSACEAE*) В ЦИРКУМПОЛЯРНОЙ АРКТИКЕ

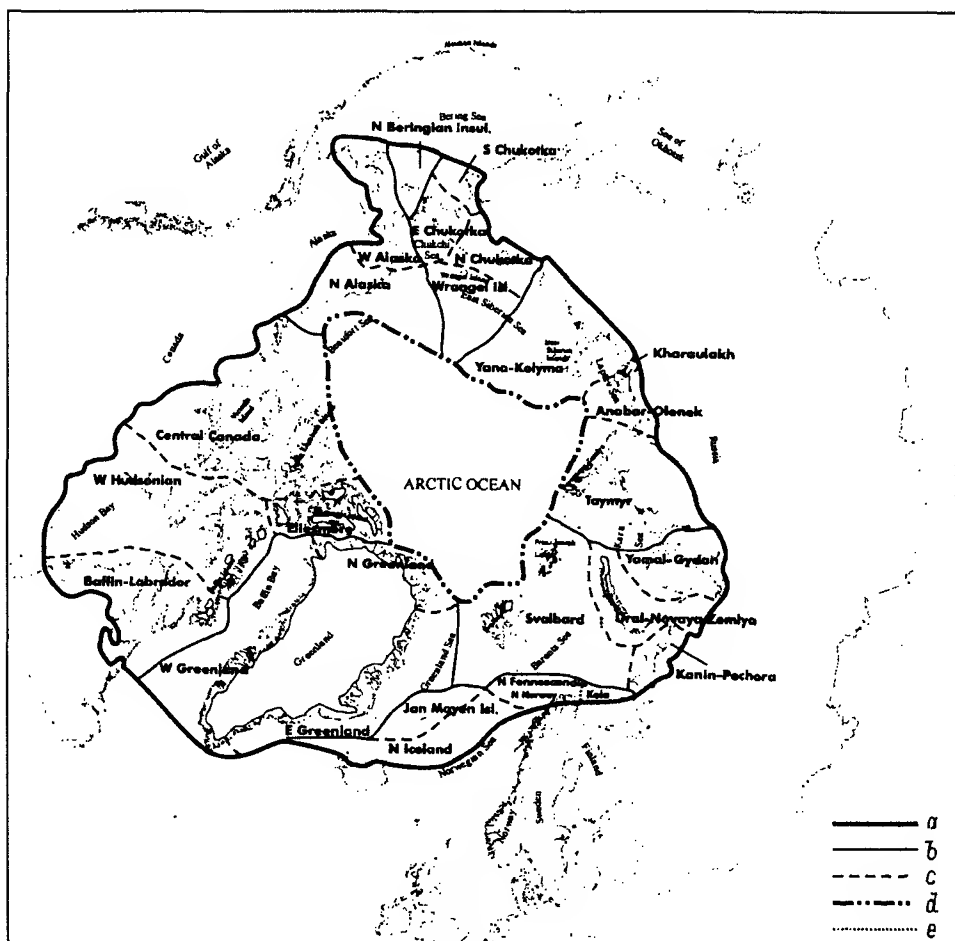
The paper presents the author's version of the taxonomy of the genus *Potentilla* (*Rosaceae*) in the circumpolar Arctic, based on his treatment of the genus in the 9-th issue (Part 1) of the «Arctic Flora of the USSR», some later studies and publications. The paper has been prepared as a contribution to the international project «Panarctic Flora». In the version valuable comments by J. Soják to the 1st draft of the check-list have been taken into consideration along with new data on the ultrastructure of pubescence (Eriksen, Yurtsev, 1999). The check-list includes 60 species plus 10 more hybrid combinations in the urgent need of additional studies. Annotations include the information on distribution of the taxa among sectors (provinces) and areas (subprovinces) of the Arctic floristic region (Yurtsev, 1994) extended to include the territory of the North Atlantic Oceanic subregion (but not the North Pacific one), according to the compromise decision of the Panarctic Flora workshop in Oslo (IX—X 1998). Taxonomic comments on the critical taxa are provided. It is shown that the Beringian species (in particular amphi-Beringian and Asian Beringian (31 spp.)) constitute about a half of the total number of species where as the North Atlantic element includes only 14 species, and the circumpolar element only 4. Analysis of taxonomic structure of potentillas of the Arctic shows an intense net speciation in 3 sections: *Multifidae* and *Niveae* (subgenus *Hypargyrium*) and *Aureae* (subgenus *Potentilla*) with prevailing intersectional hybridization. In the Beringian sector there are also single representatives of non-arctic sections (diploids with sexual reproduction).

Key words: *Potentilla*, the circumpolar Arctic, check-list, species, hybrids, hybridogenous species, floristic areas (subprovinces).

The priority task of the international (prior to September 1998 — the binational: Russian-American) project «Panarctic Flora» has been agreed to be the preparation of the annotated critical check-list of the circumpolar arctic flora (Yurtsev, 1991, 1992; Murray, Yurtsev, 1999). The present work has been made as a contribution to this check-list concerning one of the major and taxonomically difficult genera of the arctic flora which reveals all features of intense speciation in Late Cenozoic. Components of the speciation were hybridization, allo- and autopolyploidy, and agamic (including pseudogamic) reproduction.

Since the Oslo workshop in 1998 when Norway, Canada and, later on, Iceland joined the project, the program of creating the check-list became more complex, and the territory of «Panarctic Flora» was extended to include North Atlantic Oceanic treeless sector (South Greenland, northernmost Iceland, northernmost Norway, and Murman Coast of Kola Peninsula). The final product is to be a collective work, with the present one being the core of it. So, this publication, created at the 1st phase of the project development, provides a draft version of the check-list as a starting point for the further collective research.

The annotated check-list includes 60 species of the genus *Potentilla* L. native of some areas of the circumpolar Arctic, supplemented by the enumeration of 10 hybrid combinations more in the urgent need of additional studies (3 of them were described formally under binomials of their own). Many of the former 60 taxa are also thought to be of a hybrid origin. The core for the check-list is provided by the author's treatment of the genus for «Arctic Flora of the USSR» (Yurtsev, 1984), based on the revision of the LE collections and the data from field studies and from taxonomic and floristic literature.



Floristic sectors and areas of «Panarctic Flora».

The boundaries of: *a* — the «Panarctic Flora» territory (extended version accepted in Oslo in 1998); *b* — longitudinal sectors: *c* — areas; *d* — the abyssal of the Arctic Ocean; *e* — of subjunits within an area. Full and abbreviated names of sectors and areas: West Eurasian sector (WEA.), areas: Svalbard (Svalb.), Kanin-Pechora (Kan.-Pech.), Ural-Novaya Zemlya (Ural-N Zeml.), Yamal-Gydan (Yam.-Gyd.); East Siberian sector (ES.), areas: Taymyr (Taym.), Anabar-Olenek (Anab.-Olen.). Kharaulakh (Kharaul.), Yana-Kolyma (Yana-Kolyma); Chukotka sector (CH.), areas: Continental (North) Chukotka (N Chuk.), Wrangel Isl. (Wrangel), South Chukotka (S Chuk.), Beringian (East) Chukotka (E Chuk.); Beringian Oceanic arctic sector (BOa), areas: North Beringian insular area (N Bering. ins.); Alaska-Yukon sector (AY), areas: Beringian (West) Alaska (W Alas.), North Alaska (N Alas.); East-Cental Canada sector (ECC), areas: Central Canada (C Can.). West Hudsonian (W Huds.), Baffin-Labrador (Baff.-Labr.), Ellesmere (Ellesm.); Greenland sector (G.), areas: West Greenland (W Greenl.), North Greenland (N Greenl.), East Greenland (E Greenl.); North Atlantic Oceanic arctic sector (NAOa), areas: Jan Mayen Isl. (J. May.), North Iceland (N Icel.), North Fennoscandia (N Fennosc.), with two subjunits: North Norway (N Norw.), Kola Peninsula (Kola).

Annotations include mostly taxonomic notes (where necessary) and the data on the presence/absence and the grade of commonness/rarity of a species in 23 areas, — those initially accepted in the Panarctic Flora Project, which basically correspond to the subprovinces of the Arctic floristic region (Yurtsev, 1994). In the present version of the check-list many critical notes from Dr. Jiři Soják to the 1st version have been taken into account along with some new data on leaf hair structure by scanning electronic microscope (Eriksen, Yurtsev, 1999).

The abbreviations of the names of floristic sectors and areas of the «Panarctic Flora» territory are explained in the legend to figure. As compared to the original version of the floristic division of the Arctic (Yurtsev, 1994), in accordance with the decision of the

«Panarctic Flora» workshop in Oslo in 1998, the following new areas were included into the North Atlantic Oceanic arctic sector: North Iceland and North Fennoscandian, with two «administrative» subjunits: North Norwegian and the Murman Coast of Kola Peninsula. Symbols in brackets (if present) after the name of area, mean: 1) specification of the distribution of a taxon within this area: i — island(s), m — mainland, n — north, s — south, s* — on the southern boundary of the area only, w — west, e — east; 2) grade of commonness/rarity of the taxon in this area: c — common (frequent), nc — non common (sporadic), r — rare.

Genus *Potentilla* L.

Subgen. *Micropogon* Bunge

Sect. *Biflorae* (Th. Wolf) Schiman-Czeika

1. *Potentilla biflora* Willd. ex Schlecht. CH: Wrangel (r), S Chuk. (n/nc), E Chuk. (c); AY: W Alas. (c), N Alas. (c); ECC: C Can. (i/r). 2n = 14 (here and below: Zhukova, Petrovsky, 1985).

Subgen. *Hypargyrium* Fourr.

Sect. *Multifidae* (Rydb.) Juz.

2. *P. pulchella* R. Br. WEA: Svalb. (c), Ural-N Zeml. (n, i(m)/c); ES: Taym. (n/r), Anab.-Olen. (r), Yana-Kolyma (n/r); CH: Wrangel (c); AY: W Alas. (n/r), N Alas. (n/c); ECC: C Can. (c), W Huds. (c), Baff.-Labr. (nc), Ellesm. (c); G: W Greenl. (c), N Greenl. (c), E Greenl. (c). 2n = 28.

Note 1. The hybrids with spp. of sect. *Niveae*: see below under NN 8, 16a, 16b, 17, 18, 19, also b (Soják, 1986).

Note 2. Along with the circumpolar subsp. *pulchella*, (3) subsp. *gracilicaulis* (Pors.) Jurtz. (*P. pulchella* var. *gracilicaulis* Porsild) (Yurtsev et al., 1989 : 86) is met with in ES (Anab.-Olen.); CH (Wrangel), AY and ECC (more southern parts), the distribution and status of the latter need further exploration.

P. agg. multifida: the 2 spp. below.

— *P. tergemina* Soják (*P. multifida* auct.). CH: E Chuk. (adventive: r).

4. *P. bimundorum* Soják (*P. multifida* auct.) AY: W Alas. (m/r); ECC: C Can. (w/r), W Huds. (s/r).

5a. *P. anachoretica* Soják var. *anachoretica*. ES: Taym. (m/r); Kharaul. (r); CH: N Chuk. (c), Wrangel (c), S Chuk. (nc), E Chuk. (w/c, e/r); AY: N Alas. (r). 2n = 28, 42, 56.

5b. *P. anachoretica* Soják var. *planiuscula* Jurtz. CH: Wrangel (r), S Chuk. (r), E Chuk. (r).

Note. A diploid karyorace, 2n = 14, is recorded from the Chersky Range in the subarctic North-Eastern Yakutia, and may deserve the recognition at species level. All 3 morphotypes differ in some details of ultrastructure of leaf pubescence (Eriksen, Yurtsev, 1999). The hybrids of *P. anachoretica* with spp. of sect. *Niveae*: see below NN 9, 10, 11, 12?, 13, 14.

6. *P. lyngei* Jurtz. et Soják subsp. *lyngei*. WEA: Svalb. (r), Ural-N Zeml. (i/r); G: E Greenl. (n/r — Trail Island); NAOa: N Fennosc.: Kola (r).

Note. *P. lyngei* subsp. *spissa* Soják ined. (WEA: Svalb.?; G: E Greenl. (n/c)) may represent a modification of *P. lyngei* s. str. (cf. also Eriksen, Nyléhn, 1999; see N 15).

7. *P. wrangelii* Petrovsky. CH: Wrangel (r).

8. *P. beringensis* Jurtz. CH: E Chuk. (e/r).

Note. There are some reasons to suspect a hybrid origin of this taxon: *P. pulchella* × *P. hyparctica*.

9. *P. borealis* Soják (hybridogenous (hg): *P. anachoretica* × *P. arenosa* (Turcz.) Juz.). CH: N Chuk. (nc), Wrangel (r), E Chuk. (w, e/r); AY: N Alas. (r). 2n = 42, 56.

10. *P. petrovskyi* Soják (hg: *P. anachoretica* × *P. nivea* L. s. ampliss.). CH: N Chuk. (s/r), S Chuk. (s*/r); AY: W Alas. (r), N Alas. (r). 2n = 28, 56.

Note. The parent from the section *Niveae* is to be identified.

11. *P. tschaunensis* Juz. ex Jurtz. (hg: *P. anachoretica* × *P. nivea* ap. Juz. s. l.). CH: N Chuk. (r), S Chuk. (s*/r); AY: W Alas. (r)? 2n = 28, 56.

Note. N 11 differs from N 10, besides the disposition of leaflets (predominantly) pseudopalmate versus mostly shortly pinnate, also in the type of tomentum on petioles: floccose vs. crispate.

12. *P. czegitunica* Jurtz. CH: E Chuk. (ne/r).

13. *P. dezhnevii* Jurtz. (hg: *P. anachoretica* × ?*P. subvahliana* Jurtz.). CH: E Chuk. (r).

14. *P. murrayi* Jurtz. (hg: *P. subvahliana* × ?*P. anachoretica*). AY: W Alas. (r), N Alas. (r).

Note. This species differs significantly from N 13 in pubescence of petioles.

15. *P. insularis* Soják (hg: *P. chamissonis* Hult. × ?*P. lyngei*). WEA: Svalb. (nc); G: E Greenl. (r).

Note. According to Eriksen and Nyléhn (1999), in greenhouse it acquires the habit of *P. lyngei*, including pinnate leaves, but differs from the latter in floccose (vs. crispate) tomentum of the leaf lower surface.

16a. *P. tolmatchevii* Jurtz. et Soják var. *tolmatchevii* (*P. pulchella* × *P. arenosa*). ES: Taym. (w/r); CH: Wrangel (r).

16b. *P. tolmatchevii* var. *zubkovii* Jurtz. et Soják (*P. pulchella* × ?*P. chamissonis*). WEA: Ural-N Zeml. (i/r).

Note. The participation of *P. chamissonis* in hybrid origin of var. *zubkovii* is rather tentative. If it is proved, the taxon will receive the status of a separate hybridogenous species.

17. *P. subquinata* (Lange) Rybd. (*P. nivea* var. *subquinata* (Lange) Hult.) (hg: *P. pulchella* × *P. nivea* ap. Juz.). WEA: Svalb. (nc); AY: N Alas. (r); G: W Greenl., E Greenl.

18. *P. pedersenii* Rydb. (*P. rubricaulis* auct.) (hg: *P. pulchella* × *P.* sect. *Niveae*). ECC: C Can. (c), W Huds. (nw/nc), Baff.-Labr. (n/r), Ellesm. (c); G: W Greenl. (n/c), N Greenl. (n/r), E Greenl. (n/nc).

19. *P. uschakovii* Jurtz. (hg: *P. subvahliana* Jurtz. × *P. pulchella* R. Br.). (Yurtsev, 1988 : 1613). CH: Wrangel (r).

Note. The plant has only ternate leaves and thus formally should be referred to the next section.

Sect. *Niveae* (Rydb.) Juz.

P. nivea agg. (Nrs 20, 21).

20. *P. crebridens* Juz. subsp. *hemicryophila* Jurtz. (*P. matsuokana* Makino subsp. *hemicryophila* (Jurtz.) Soják) (Soják, 1989 : 752). ES: Kharaul. (nc?); CH: N Chuk. (c), Wrangel (c), S Chuk. (c), E Chuk. (w, s/c); AY: N Alas. (nc?). 2n = 28.

21. *P. nivea* L. apud Juz. subsp. *mischkinii* (Juz.) Jurtz. (*P. mischkinii* Juz.; *P. prostrata* Rottb. subsp. *prostrata* et subsp. *floccosa* Soják, p. p. (Soják, 1989 : 751)). WEA: Ural-N Zeml. (m, s/c); ES: Taym. (m/c), Anab.-Olen. (e/nc), Kharaul. (c), Yana-Kolyma (s*/r); CH: N Chuk. (c), Wrangel (c), S Chuk. (w/c), E Chuk. (c); AY: N Alas. (nc?);

ECC: C Can. (m, s/c), W Huds. (s/nc), Baff.-Labr. (c?); G: W Greenl. (c), N Greenl. (r), E Greenl. (c). 2n = 28, 56, 70.

Note. In this treatment we retain the traditional concept of *P. nivea* L. (sensu Juz., also Hultén, 1945), following Eriksen et al. (1999). *P. nivea* L. ap. Juz. s. str. (=subsp. *nivea*) is spread in the high elevation areas of Scandinavia, Alps etc. within West Europe. Due to the problems of typification of this taxon, J. Soják (1989 : 751) re-described *P. nivea* L. ap. Juz. as *P. prostrata* subsp. *floccosa* Soják; he included here *P. nivea* L. ap. Juz. subsp. *mischkinii* (Juz.) Jurtz. var. *niveiformis* Jurtz. (Yurtsev, 1984) — i. e. specimens of the latter race with exclusively floccose petioles, but otherwise different from the West European plants. The distribution of subsp. *mischkinii* outside the Russian North is given rather tentatively and needs further research. The record of subsp. *mischkinii* from Svalbard in Yurtsev (1984) was not confirmed by Soják (l. c.) and Elven et Elvebakk (writt. commun.). At the same time, Soják stressed out the similarity of many North American populations to the West European race.

P. arenosa agg. (P. hookeriana agg.) (Nrs 22—26)

22. *P. tomentulosa* Jurtz. (*P. drymeja* Soják?; *P. prostrata* subsp. *prostrata* auct.: Soják, l. c.) (hg: *P. arenosa* × *P. crebridens* subsp. *hemicryophila*). WEA: Ural-N Zeml. (m/r); ES: Taym. (m/c), Anab.-Olen. (s*/r), Kharaul. (c); CH: N Chuk. (m/c), Wrangel (r), S Chuk. (c); AY: W Alas. (nc). 2n = 42, 70.

23a. *P. arenosa* (Turcz.) Juz. var. *arenosa* (*P. nivea* L. apud Soják (1989); *P. hookeriana* auct. non Lehm.). WEA: Kan.-Pech. (e/r), Ural-N Zeml. (m, s/nc); ES: Taym. (m/c), Anab.-Olen. (s*/r), Kharaul. (c), Yana-Kolyma (m/r); CH: N Chuk. (c), Wrangel (c), S Chuk. (c), E Chuk. (nc); BOa: N Bering. ins. (s/r); AY: W Alas. (r), N Alas. (c); ECC: C Can. (c). 2n = 28, 42, 49, 70.

23b. *P. arenosa* var. *nipharga* (Rydb.) Jurtz. ined. (P. nipharga Rydb.; *P. nivea* var. *nipharga* (Rydb.) Soják (1989 : 754, fig. 1)). CH: ?; ECC: Ellesm. (r); G: W Greenl. (r), E Greenl. (n/r).

Note. The distribution of var. *nipharga* is given tentatively and needs the further study.

24. *P. chamissonis* Hult. (*P. kuznetzovii* (Govor.) Juz. p. p. (Yurtsev, 1984); *P. prostrata* subsp. *chamissonis* (Hult.) Soják (1989 : 751)). WEA: Svalb. (w/nc), Kan.-Pech. (e/c), Ural-N Zeml. (i, m/c), Yam.-Gyd. (nc); AY: W Alas. (r), N Alas. (r); ECC: C Can (s/c), W Huds. (m/c), Baff.-Labr. (c), Ellesm. (c); G: W Greenl. (c), N Greenl. (c), E Greenl. (c). 2n = 49, 56, 77.

Note. The question of probable identity of *P. chamissonis* to the earlier *P. kuznetzovii* remains open due to the loss of the type specimen of the second species (LE).

25. *P. nubilans* Soják ined. (hg: *P. chamissonis* × *P. hyparctica* Malte). G: E Greenl. (r — Ardencaple Fiord).

26. *P. tikhomirovii* Jurtz. (hg: *P. arenosa* × *P. hyparctica*). WEA: Ural-N Zeml. (m/r); ES: Taym. (m/nc); Anab.-Olen. (r); CH: N Chuk. (i, m/c), Wrangel (c), E Chuk. (w/r); AY: N Alas. (c); ECC: Ellesm. (r). 2n = 42, 49.

27. *P. macrantha* Ledeb. quoad typum (*P. jacutica* Juz.). WEA: Ural-N Zeml. (m/r); CH: N Chuk. (c), E Chuk. (ne/r). 2n = 28.

Note. The identity of *P. jacutica* with type specimen of *P. macrantha* Ledeb. is accepted here after Soják (personal communication in a letter, 1997). A hybridogenous species (sect. *Niveae* × sect. *Aureae*).

28. *P. anjuica* Petrovsky. CH: N Chuk. (r). 2n = 42.

Note. An endemic hybridogenous species (sect. *Niveae* × sect. *Aureae*).

P. uniflora agg. (Nrs 29—37)

29. *P. uniflora* Ledeb. (*P. ledebouriana* Porsild, nom. superfl.). ES: Taym. (e/r), Anab.-Olen. (e/c), Kharaul. (c), Yana-Kolyma (m, e/r); CH: N Chuk. (c), Wrangel (c), S Chuk. (c), E Chuk. (c); AY: W Alas. (r), N Alas. (r?). 2n = (14), 28, (42).

Note 1. Hultén (1968 : 612) recorded it from ECC: W Huds. (r): the specimen needs examination.

Note 2. A lectotype has to be selected. Type sheet is a mount of four elements from different localities.

30. *P. gorodkovii* Jurtz. (hg: *P. uniflora* × *P. nivea* L. apud Juz. subsp. *mischkinii*). ES: Anab.-Olen. (e/r), Kharaul. (nc); CH: N Chuk. (c), Wrangel (c), E Chuk. (w, e/c); AY: W Alas. (nc), N Alas. (c). 2n = 28, 42, 49, 56.

31. *P. vulcanicola* Juz. CH: S Chuk. (c), E. Chuk. (c); AY: W Alas. (nc). 2n = 28.

32. *P. vahliana* Lehm. G: W Greenl. (c), ?N Greenl. (nc). 2n = 42.

Note 1. Voucher specimens from Baffin I. with 2n = 48, 56 (Dansereau et Steiner in Bull. Torrey Bot. Club 83, 2) should be examined as well.

Note 2. Nom. nov. for *P. hirsuta* Vahl ex Horneman. The type from Greenland.

33. *P. subvahliana* Jurtz. (*P. vahliana* auct. non Lehm.). ES: Taym. (m/r); CH: N Chuk. (r), Wrangel (c), S Chuk. (nc), E Chuk. (c); AY: W Alas. (c), N Alas. (c); ECC: C Can. (m, i/c), W Huds. (m, i/c), Baff.-Labr. (m, i/r), Ellesm. (c). 2n = 28.

34. *P. subgorodkovii* Jurtz. (hg: *P. subvahliana* × *P. crebridens* subsp. *hemicryophila*) (Yurtsev, 1993 : 83). CH: N Chuk. (r), Wrangel (nc), E Chuk. (w/r); AY: W Alas. (nc), N Alas. (c).

35. *P. villosa* Pall. BOa: N Bering. ins. (?); AY: W Alas. (?).

Note. A diploid set of chromosomes 2n = 14 is counted in the Queen Charlotte Islands' population (Taylor. Mulligan, 1968) and in populations from Kodiak Isl. (B. Eriksen, pers. comm.).

36. *P. villosula* Jurtz. subsp. *villosula* (hg: *P. villosa* × ?*P. vulcanicola* (vel *P. uniflora?*)). CH: S Chuk. (c), E Chuk. (c); BOa: N Bering. ins. (c); AY: W Alas. (c). 2n = 28.

37. *P. villosula* subsp. *congesta* Jurtz. (Yurtsev, 1993 : 84). CH: E Chuk. (c); AY: W Alas. (c).

Sect. *Argentea* (Th. Wolf) Juz.

— *P. impolita* Wahlenb. (*P. argentea* subsp. *impolita* (Wahlenb.) Arcangeli). WEA: Kan.-Pech. (r — adventive ephem.); NAOa: N Fennosc.: ?N Norw (adventive ephem.).

Sect. *Pensylvanicae* Soják (sect. *Tanacetifoliae* (Th. Wolf) Juz.)

38. *P. pensylvanica* L. (*P. sibirica* Wolf). CH: E Chuk. (r-adventive: Providenyie Settl.); ECC: ?C Can. (m, w/r).

Note. Records from the lower reaches of Mackenzii R. are to be confirmed.

39. *P. nudicaulis* Willd. ex Schlecht. (*P. strigosa* Pall., *P. tundrarum* Juz. ined.). (hg: *P. pensylvanica* × *P. sanguisorba* Willd. (Soják, 1987 : 292—299)). CH: N Chuk. (w/c), S Chuk. (n/r). 2n = 28.

40. *P. brooksensis* Jurtz. (Yurtsev, 1993 : 82). AY: N Alas. (r).

41. *P. litoralis* Rydb. (*P. virgulata* A. Nelson, *P. glabrella* Rydb.). AY: W Alas. (r), N Alas. (ne/r); ECC: W Huds. (m, se/r), Baff.-Labr. (m, se/r).

Note. Synonymization of *P. glabrella* with *P. litoralis* is based on the personal communication by J. Soják.

Sect. *Rivales* (Th. Wolf) Juz.

— *P. intermedia* L. (incl. *P. heidenreichii* Zimmet.). WEA (s/r); NAOa: N Fennosc.: N Norw. (adventive ephem.).

— *P. norvegica* L. subsp. *norvegica* (*P. monspeliensis* L.). WEA: Kan.-Pech. (e/r-adventive ephem.), Yam.-Gyd. (sw*; r-adventive ephem.); CH: E Chuk. (w/r-adventive); G: W Greenl. (s-adventive ephem.); NAOa: N Fennosc.: N Norw. (adventive ephem.).

42. *P. norvegica* subsp. *hirsuta* (Michx.) Hyl. ECC: C Can. (s, m/c), W Huds. (s/c), Baff.-Labr. (m, s/c); G: W Greenl. (r-adventive). 2n = 56.

Sect. *Chrysanthae* (Th. Wolf) Juz. ex Schiman-Czeika

— *P. thuringiaca* Bernh. ex Linx. (incl. *P. goldbachii* Rupr.). NAOa: N Fennosc.: Kola (w-adventive).

43. *P. anadyrensis* Juz. CH: S Chuk. (nc.) 2n = 14.

44. *P. stipularis* L. WEA: Ural-N Zeml. (m/c), Yam.-Gyd. (nc); ES: Taym. (m/c), Anab.-Olen. (nc?), Kharaul. (c), Yana-Kolyma (m/nc?); CH: N Chuk. (c), Wrangel (r), S Chuk. (n/nc), E Chuk. (w/c); AY: N Alas. (r); G: E Greenl. (r). 2n = 28, (70).

Note. A special form, described as var. *groenlandica* Th. Sorens., occurs in isolated localities on the Wrangel Island (CH: Wrangel) and in Northeastern Greenland (G: E Greenl.).

Sect. *Ranunculoides* (Th. Wolf) Juz. ex Czerep.

45. *P. fragiformis* Willd. ex Schlecht. CH: S Chuk. (nc), E Chuk. (c). 2n = 42, 56.

Note. A sea-coast halophyte, lacking on the American coast.

46. *P. ranunculus* Lange (*P. diversifolia* subsp. *ranunculus* (Lange) Porsild). G: W Greenl. (r). 2n = 98.

Note. Taxonomical status of the Greenland population is to be specified. According to J. Soják (pers. comm. 1997) the type of *P. ranunculus* Lange corresponds to that of *P. glaucophylla* Lehm. from the Cordilleran North America.

Subgen. *Potentilla* (*Dynamidium* (Fourr.) Juz.)

Sect. *Dumosae* Soják

47. *P. elegans* Cham. et Schlecht. ES: Kharaul. (nc); CH: N Chuk. (c), Wrangel (c), S Chuk. (c); E Chuk. (c); AY: W Alas. (c), N Alas. (se/c). 2n = 14.

Note. This species is related to a Yunnan alpine plant *P. dumosa* (Franch.) Hand.-Mazz. (J. Soják, person. commun.).

Sect. *Aureae* (Th. Wolf) Juz.

P. hyparctica agg. (Nr. 48—49)

48. *P. hyparctica* Malte subsp. *hyparctica* (*P. emarginata* Pursh, 1814, non Desf., 1804). WEA: Svalb. (c), Kan.-Pech. (n/r), Ural-N Zeml. (c), Yam.-Gyd. (n/c); ES: Taym. (i, m/c), Anab.-Olen. (c), Kharaul. (c), Yana-Kolyma (i, m—n/c); CH: N Chuk. (c), Wrangel (c), S Chuk. (nc), E Chuk. (c); BOa: N Bering. ins. (c); AY: W Alas. (nc?), N Alas. (c); ECC: C Can. (c), W Huds. (c), Baff.-Labr. (c), Ellesm. (c); G: W Greenl. (c), N Greenl. (c), E Greenl. (c). 2n = (28), 42.

49. *P. hyparctica* subsp. *nivicola* Jurtz. et Petrovsky. ES: Anab.-Olen. (?), Kharaul. (?), Yana-Kolyma (m/r); CH: N Chuk. (nc), Wrangel (nc), S Chuk. (c), E Chuk. (c); AY: N Alas. (n/r) 2n = 28, (49).

Note. The populations from Anabar-Olenek and Kharaulakh areas (ES) are not typical.

50. *P. pulviniformis* Khokhr. ES: Taym. (m/r), Kharaul. (r); CH: N Chuk. (nc), Wrangel (r), E Chuk. (r). 2n = 42, 49, 56.

Note. Distinctiveness of this old alpine pulvinate species of NE Asia regarding the arctic *P. hyparctica* got additional confirmation in data of Eriksen, Yurtsev (1999) on the ultrastructure of straight hairs on leaves and petioles: verruculose in *P. hyparctica*, but smooth in *P. pulviniformis*.

51. *P. tschukotica* Jurtz. et Petrovsky. (hg: *P. pulviniformis* × *P. uniflora*). ES: Anab.-Olen. (ne/r), Kharaul. (nc); CH: N Chuk. (c), Wrangel (r), BOa: N Bering. ins. (w/r).

Note. A rather variable taxon, possibly including not one hybrid combination of parents from sect. *Nivea* and *Aureae* (e. g. *P. hyparctica* × *P. uniflora*).

P. gelida agg. (Nr. 52—54)

52. *P. gelida* C. A. Mey. subsp. *boreo-asiatica* Jurtz. et R. Kamel. WEA: Ural-N Zeml. (i-s/r, m/c), Yam.-Gyd. (r); ES: Taym. (sw/c); CH: S Chuk. (s/r).

53. *P. crantzii* (Crantz) Beck. WEA: Svalb. (nw/nc), Kan.-Pech. (i, m/c), Ural-N Zeml. (i/nc, m/c); ECC: Baff.-Labr. (i, m/c); G: W Greenl. (c), E Greenl. (c); NAOa: N Icel. (c), N Fennosc.: N Norw. (c), Kola (c). 2n = 42.

Note. A tetraploid cytotype, 2n = 28, is recorded from the mountains of Central Europe.

54. *P. scandica* Soják (1985 : 264). (hg: *P. crantzii* × *P. gelida* subsp. *boreo-asiatica*). ES: Taym. (w, m/r).

Note. The main area of distribution of this hybridogenous taxon lies in the mountainous Scandinavia.

55. *P. protea* Soják (1985 : 265). (hg: *P. hyparctica* × *P. crantzii*. WEA: Ural-N Zeml. (i, m/nc); ECC: Baff.-Labr. (se/r); G: W Greenl. (r), E Greenl. (e/r); NAOa: J. May. (r).

56. *P. rubella* Sorens. (*P. rubelloides* Petrovsky). (hg: *P. stipularis* × *P. hyparctica*). ES: Taym. (m/c), Anab.-Olen. (e/r), Kharaul. (e/r); CH: N Chuk. (nc), S Chuk. (s*/r); G: E Greenl. (r). 2n = 28, 42.

Sect. *Potentilla* (sect. *Tormentillae* Rydb.)

57. *P. erecta* (L.) Raeusch. NAOa: N Icel. (r); N Fennosc.: N Norw. (nc), Kola (nc).

Subgen. *Chenopotentilla* (Focke) Juz.

P. anserina agg.

58. *P. anserina* L. WEA: Kan.-Pech. (m, w/nc?); ECC: C Can. (m/r), W Huds. (s/c); G: W Greenl. (s/r), E Greenl. (s/r); NAOa: N Icel. (c); N Fennosc.: N Norw. (nc), Kola (c). 2n = 28.

Note. 2n = 35, 42 are known in some non-arctic populations.

59. *P. egedii* Wormsk. subsp. *egedii*. WEA: Kan.-Pech. (c), Ural-N Zeml. (m/r); ES: Kharaul. (r); CH: N Chuk. (nc), S Chuk. (c), E Chuk. (c); BOa: N Bering. ins. (r?); AY: W Alas. (w/c?); ECC: C Can. (s/c), W Huds. (se, m/c), Baff.-Labr. (c); G: W Greenl. (s/c), E Greenl. (s/nc); NAOa: N Icel., N Fennosc.: N Norw. (c), Kola (c). 2n = 28, 35, 42.

Note. A coastal halophyte. In N Chuk. — only in Chaun Bay. On the Gilmimlinei Hot Springs (CH: E Chuk.) is a rather peculiar var. *thermalis* Jurtz. with laciniate bractlets.

60. *P. egedii* subsp. *pacifica* (Howel) Sergienko (*P. egedii* subsp. *grandis* (Torrey et Gray) Hult.). AY: W Alas. (r).

Hybrids or hybridogenous taxa in urgent need of additional studies

a) *P. anachoretica* Soják × ?*P. pulchella* R. Br. (Yurtsev et al., 1989 : 86). CH: Wrangel (r).

b) *P.* × *safronovae* Jurtz. et Soják (*P. hyparctica* Malte × *P. pulchella* R. Br.) (Yurtsev, 1988 : 1615). WEA: Svalb. (r); ES: Yana-Kolyma (n, m/r); CH: Wrangel (r); ECC: Ellesm. (r — Ponds Bay, 1984, Lyale (K.)).

Note. At least some of the plants collected may represent a single (individual) hybrid, but not the hybridogenous self-reproducing populations.

c) *P. hyparctica* Malte × *P. nivea* L. ap. Juz. G: (r — Cap Ravn, leg. T. Bocher).

d) *P. uniflora* Ledeb. × *P. arenosa* (Turcz.) Juz. CH: Wrangel (r).

e) *P. subvahliana* Jurtz. × ?*P. arenosa* (Turcz.) Juz. CH: Wrangel (r); AY: N Alas. (n/r).

f) *P. villosula* Jurtz. subsp. *congesta* Jurtz. × ?*P. vulcanicola* Juz. AY: W Alas. (r).

g) *P.* ×*arctolitoralis* Jurtz. (*P. litoralis* × *P. arenosa*) (Yurtsev, 1993 : 79). AY: W Alas. (r).

Note. A single specimen collected may represent an individual hybrid.

h) *P. stipularis* L. × *P. arenosa* (Turcz.) Juz. CH: N Chuk. (r).

i) *P. litoralis* × *P. hyparctica* Malte. ECC: ?Baff.-Labr. (r).

j) *P. taigae* Soják (*P. litoralis* × *P. crantzii* (East Canada: outside the Arctic?).

The distribution of species diversity of *Potentilla* in the circumpolar Arctic

The species concept in the genus *Potentilla* comprising both sexual and facultatively agamospermous reproductions in various proportions makes a problem (Eriksen, 1999). As seen from the above check-list one suspects a hybridogenous origin in a significant portion of the *Potentilla* species. But one should realize that in the most cases the hybrid origin of concrete taxa is but a hypothesis to be tested in a variety of ways. Though in some cases the field taxonomist meets the plants with intermediate characters or a combination of characters of the putative parents only in the sites where both of them occur, which is especially informative if the parents belong to various sections or even subgenera, and one of them is a rare plant in this locality; such situation is very common e. g., in hybridogenous populations of *Potentilla anachoretica* of the *Multifidae* sect. (a rare plant of carbonate tors) and more or less common plants of the *Niveae* section. At least theoretically one cannot deny that the same ansectors can produce different hybridogenous taxa as a result of evolution in different areas under different environments. One cannot agree with uniting two presumed hybridogenous species based only on supposition of the origin from the same parents (Soják, 1986).

Calculating the distribution of *Potentilla* species in various areas (mostly subprovinces of the circumpolar Arctic) revealed four various levels of species diversity in various parts (sectors) of the Arctic, with significant gaps between the levels.

The highest level (20—26 native species per area) is recorded in 6 areas constituting the Beringian sector (North Chukotka — 24, Wrangel Isl. — 26, South Chukotka — 23, East Chukotka — 26, West Alaska — 22, North Alaska — 23 species). They are divided into the Asian and the American Beringia subsectors by the N Beringian insular sector with oceanic climate. Quite remarcable is the maximal species diversity not only in East Chukotka (Chukchi Peninsula), but also in Wrangel Island (with 2 endemic potentillas!).

The next level (11—16 species per area) is seen in Ural-Novaya Zemlya — 14, Taimyr — 15, Anabar-Olenek — 11, Kharaulakh — 14; Central Canadian — 12, West Hudsonian — 11, Baffin-Labrador — 12, West Greenland — 13, East Greenland — 16 species. They are mountainous areas, most often with continental climate or with overlapping continental and oceanic elements (e. g. Ural-Novaya Zemlya), some of them with floristic connections with the Beringian sector.

A lower level (5—8 species per area) includes Svalbard — 8, Kanin-Pechora — 6, Yamal-Gydan — 5, Yana-Kolyma — 8, North Beringian insular — 7, Ellesmere — 8, North Greenland — 6: some of the areas with plain relief, some being most distant from Beringia (Svalbard, Ellesmere, N Greenland); North Beringian insular area is in the very center of Beringia, but with oceanic climate (in the epochs of sea transgressions).

The lowest level (1—4 species per area) is recorded in Jan-Mayen — 1, North Iceland — 2, North Scandinavia: North Norway — 4, Kola — 4, i. e. in the areas opposite to the Beringian sector, with strongly oceanic climate.

The comparison with situation in the genus *Oxytropis* (*Fabaceae*) (Yurtsev, 1999) shows the great similarity (a significant increase of species diversity towards Beringia)

in combination with minor dissimilarity: the existence of an amphi-Atlantic element, in part derivative of Beringian and closing the gap in the distribution of the genus in the North Atlantic sector.

Types of longitudinal distribution of *Potentilla* spp. in the Arctic

Types of longitudinal distribution of *Potentilla* spp. in the circumpolar Arctic are as follows:

Circumpolar: *Potentilla pulchella, P. hyparctica* subsp. *hyparctica*; almost circumpolar: *Potentilla egedii* subsp. *egedii* (a number of gaps in Siberian Arctic), *P. nivea* subsp. *mischkinii* (gap in Europe) (total: 4 spp.).

Amphi-Beringian (11 spp.): *Potentilla biflora, P. tikhomirovii, P. uniflora, P. gorodkovii, P. vulcanicola, P. subvahliana, P. subgorodkovii, P. villosula* subsp. *villosula* and subsp. *congesta, P. elegans.*

Asian Beringian (total 16 spp.):

predominantly Asian (few localities on the American side of Bering Strait): *Potentilla anachoretica, P. borealis, P. petrovskyi, P. tschaunensis, P. crebridens* subsp. *hemicryophila, P. hyparctica* subsp. *nivicola*;

exclusively Asian: *Potentilla anjuica, P. nudicaulis, P. anadyrensis, P. fragiformis, P. pulviniformis, P. tschukotica*;

the same, but in Asia in a single locality: *Potentilla wrangelii, P. beringensis, P. czegitunica, P. dezhnevii.*

American Beringian (total 4 spp.): *Potentilla bimundorum* (known in NE Asia outside the Arctic!), *P. murrayi, P. villosa, P. brooksensis*;

(altogether Beringian spp. 31!).

Siberian (total 7 spp.):

predominantly Siberian: *Potentilla tomentulosa, P. arenosa* var. *arenosa, P. stipularis, P. rubella, P. gelida* subsp. *boreo-asiatica* (gap in East Siberian Arctic);

exclusively Siberian: *Potentilla tolmatchevii* var. *tolmatchevii, P. macrantha* (*P. jacutica*).

Canadian (total 2 spp.): *Potentilla pedersenii, P. litoralis.*

Amphi-Atlantic (total 6 spp.): *Potentilla lyngei, P. insularis* (?), *P. subquinata, P. chamissonis, P. crantzii, P. protea.*

European-Atlantic (total 3 spp.): *Potentilla tolmatchevii* var. *zubkovii, P. scandica, P. erecta.*

American-Atlantic (total 5 spp.): *Potentilla arenosa* var. *nipharga, P. vahliana, P. norvegica* subsp. *hirsuta, P. nubilans, P. ranunculus.*

(altogether Altantic spp. 14).

General conclusions to be inferred from the above figures are: 1) there is a very small number of circumpolar species of *Potentilla*; 2) more than twice predominance of the Beringian (amphi-, Asian and American) species (31) over the Atlantic ones (14) by their number; the Beringian fraction of P. spp. numbers ca 1/2 from the total amount of *Potentilla* species; 3) the number of Asian Beringian spp. (16) is four times as great as that of American Beringian ones (4); the opposite situation occurs in the Atlantic sectors, though the difference is much lesser there (3 versus 5); 4) much more modest part is played by continental Siberian (7 spp.) and Canadian (2) elements in general set of *Potentilla* spp. of the Arctic.

Modes of speciation

The consideration of the taxonomical structure of the arctic potentillas shows different evolutionary traits and various intensity of evolution in Late Cenozoic. In some sections we see more or less wide distribution in some sectors of the Arctic (mostly Beringian)

of a single comparatively uniform, usually diploid sexual species (e. g. *Potentilla biflora* of subgenus *Micropogon*, with the main range around Central Asia, *P. elegans* of the alpine East Asian section *Dumosae*, or *P. anadyrensis*, 2n = 14, and *P. stipularis*, 2n = 28, two well-separated species of sect. *Chrysanthae*, certainly of different subsections). Whereas in three other sections, *Multifidae* and *Niveae* of the subgenus *Hypargyrium* and *Aureae* of the subgenus *Potentilla* (*Dynamidium*) we see all symptoms of intense recent speciation as a result of net evolution, combined with polyploidy and facultative agamospermy, sometimes with pseudogamy.

So, in sect. *Multifidae*, species diversity (22 spp.) is composed by 7, evidently non hybrid species and by 15 hybridogenous ones, of which 12 are intersectional (X sect. *Niveae*) and 1 intergeneric (X sect. *Aureae* of subgenus *Potentilla*).

Of 24 spp. of sect. *Niveae* only 6 spp. are not hybridogenous, whereas 18 are of hybrid origin: 3 infra-aggregate hybrids, 8 — interaggregate (infrasectional), 2 — intersectional (not to consider 12 intersectional hybridogenous species, *Multifidae* × *Niveae*, mentioned above), and 6 inter-subgeneric.

Of 11 spp. of the sect. *Aureae* 5 are not hybridogenous, whereas 1 is an infra-aggregate, 1 — interaggregate, and 4 are inter-subgeneric ones. Many of the species of the above 3 sections have several chromosome numbers, from (28) (4x) to 70 (10x), and few of them have a diploid karyorace. Sexual reproduction was recorded in some tetraploid taxa with 2n = 28 (e. g. *Potentilla uniflora*) and apomictic reproduction is known in *P. arenosa* agg. (Eriksen, pers. comm.).

Many arctic potentillas populate naturally disturbed habitats with weak competition. It is remarcable that such not very common species as *P. pulchella* or *P. anachoretica* successfully hybridize with almost all sympatric species of *Niveae* section and some of *Aureae* section.

Acknowledgements

The author expresses his sincere gratitude to Dr. Jiři Soják (Praha), a world-wide monographer of the genus *Potentilla*, for his most valuable advises, critical comments, and herbarium exchange at the preparation of the treatment of the genus for the «Arctic Flora of the USSR» as well as for his criticism to the 1st version of this check-list. Our collaboration with Dr. Bente Eriksen (Göteborg University) in the study of leaf hair ultrastructure for the most of the Russian arctic *Potentilla* species was fruitful and promises many new clarifications (but also new puzzles!) in the taxonomy of this difficult genus in future. I owe special gratitude to my colleagues from the Komarov Botanical Institure (St.-Petersburg), and from other institutions in Alaska (USA), Canada, and Norway for their help during field works in many parts of the Arctic and the works with collections.

This study as a part of the Panarctic Flora Project was supported by two grants from George Soros' International Science Foundation (1994—1995) and a grant from the Russian State Program «Biological Diversity».

REFERENCES LIST

Elven R., Elvebakk A. Vascular plants // A. Elvebakk, P. Prestrud (eds). A Catalogue of Svalbard Plants, Fungi, Algae and Cyanobacteria. Oslo, 1996. P. 9—55.

Eriksen B. Species concept in apomictic plants — different solutions to the same problem // The species concept in the High North. Oslo, 1999. P. 72—80.

Eriksen B., Jonsell B., Nilsson Ö. Proposal to conserve the name *Potentilla nivea* (*Rosaceae*) with a conserved type // Taxon, 1999. Vol. 48. P. 165—166.

Eriksen B., Nyléhn J. Cases of phenotypic plasticity in leaves of *Potentilla* L. (*Rosaceae*) // The species concept in the High North. Oslo, 1999. P. 191—200.

Eriksen B., Yurtsev B. A. Hair types in *Potentilla* sect. *Niveae* and related taxa — terminology and systematic distribution // The species concept in the High North. Oslo, 1999. P. 201—222.

Hultén E. Studies in *Potentilla nivea* group // Bot. Notis. 1945. Hf 2. P. 127—148.
Hultén E. Flora of Alaska and neighboring territories. Stanford, 1968. 1007 p.
Murray D. F., Yurtsev B. A. History of the Panarctic Flora (PAF) project // The species concept in the High North. Oslo, 1999. P. 15—22.
Soják J. Some new northern hybrids in *Potentilla* L. // Preslia. 1985. Vol. 57. P. 263—266.
Soják J. Notes on *Potentilla.* I. Hybridogenous species derived from intersectional hybrids of sect. *Niveae* × sect. *Multifidae* // Bot. Jahrb. Syst. 1986. Bd 106. N 2. S. 145—210.
Soják J. Notes on *Potentilla.* V. *Potentilla pensylvanica* group in Old World // Preslia. 1987. N 59. P. 289—305.
Soják J. Notes on *Potentilla* (*Rosaceae*). VIII. *P. nivea* L. agg. // Candollea. 1989. Vol. 44. N 2. P. 741—762.
Taylor R. L., Mulligan G. A. Flora of the Queen Charlotte Islands. Pt 2. Cytological aspects of the vascular plants. Ottawa. 1968. P. i—ix + 1—149.
Yurtsev B. A. The genus *Potentilla* L. (Юрцев Б. А. Род *Potentilla* L. // Б. А. Юрцев (Ред.). Арктическая флора СССР. Л., 1984. Вып. IX. Ч. 1. С. 137—234).
Yurtsev B. A. Two new hybridogenous taxa of the genus *Potentilla* (*Rosaceae*) from the northeastern Asia. (Юрцев Б. А. Два новых гибридогенных таксона из рода *Potentilla* (*Rosaceae*) в Северо-Восточной Азии // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 11. С. 1612—1618).
Yurtsev B. A. Completion of the publication of the «Arctic Flora of the USSR» as a key event toward the publication of the «Panarctic Flora». (Юрцев Б. А. Завершение издания «Арктической флоры СССР» как ключевая веха на подступах к «Панарктической флоре» // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 4. С. 489—498).
Yurtsev B. A. Second Russian-American Panarctic Biota Project workshop, St. Petersburg, February 3—8 1992. (Юрцев Б. А. Второе российско-американское рабочее совещание по проекту «Панарктическая биота» (Санкт-Петербург, 3—8 II 1992) // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 11. С. 148—151).
Yurtsev B. A. New taxa of the genus *Potentilla* (*Rosaceae*) from Arctic Alaska. (Юрцев Б. А. Новые таксоны рода *Potentilla* (*Rosaceae*) с Арктической Аляски // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 11. С. 78—87).
Yurtsev B. A. Floristic division of the Arctic // J. Veget. Sci. 1994. Vol. 5. P. 765—776.
Yurtsev B. A. Survey of arctic legumes with emphasis on the species concept in *Oxytropis* // The species concept in the High North. Oslo, 1999. P. 295—318.
Yurtsev B. A., Polozova T. G., Sekretareva N. A. Supplements and corrections to the list of vascular plants of the Wrangel Island. Comm. 1. (Юрцев Б. А., Полозова Т. Г., Секретарева Н. А. Дополнения и уточнения к списку сосудистых растений острова Врангеля. Сообщение 1 // Бюл. Моск. общ. испыт. природы. Отд. биол. 1989. Т. 94. Вып. 3. С. 79—89).
Zhukova P. G., Petrovsky V. V. Cytotaxonomical studies in some species of the genus *Potentilla* (*Rosaceae*) from Northern Asia. (Жукова П. Г., Петровский В. В. Цитотаксономические исследования некоторых видов рода *Potentilla* (*Rosaceae*) из Северной Азии // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 8. С. 1070—1077).

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 2 II 2001

РЕЗЮМЕ

Статья представляет версию аннотированного списка («чек-листа») видов полиморфного рода *Potentilla* L. (*Rosaceae*) циркумполярной Арктики, составленную на первом этапе подготовки критического чек-листа флоры сосудистых растений циркумполярной Арктики (Юрцев, 1991, 1992; Murray, Yurtsev, 1999). В основе данной версии — обработка рода для «Арктической флоры СССР» (Юрцев, 1984), дополненная данными более поздних исследований и публикаций; учтены многие замечания монографа рода J. Soják к более ранней версии (в рукописи) и данные по ультраструктуре опушения листьев арктических представителей рода (Eriksen, Yurtsev, 1999). Список включает 60 видов стабилизировавшихся гибридогенных комбинаций и 10 гибридных комбинаций, статус которых требует специального уточнения. Указаны важнейшие синонимы, распределение таксонов по районам «Панарктической флоры» (Yurtsev, 1994, с добавлением безлесных районов Северо-Атлантической океанической фитохории: южная Гренландия, самые северные районы Исландии и Фенноскандии, согласно решению рабочего совещания по данному проекту: Осло, IX—X 1999), указана обычность/редкость вида в каждом районе. Даются таксономические комментарии к критическим таксонам.

Отмечены четыре уровня видового разнообразия лапчаток: от максимального в Берингийском секторе (21—26 в районах) до минимального (1—4) в Северо-Атлантическом океаническом секторе. Дана классификация ареалов по долготному распространению в Арктике. Виды с Берингийским типом ареала (особенно амфи- и азиатско-берингийские) составляют около 1/2; северо-атлантических видов вдвое меньше, циркумполярных всего 4. Три секции: *Multifidae*, *Niveae* (подрод *Hypargyrium*) и *Aureae* (подрод *Potentilla*) демонстрируют интенсивное видообразование в позднем кайнозое — по сетчатому типу (наиболее характерна межсекционная гибридизация в сочетании с полиплоидией и агамоспермией). В то же время несколько групп представлены в Берингийском секторе хорошо обособленным диплоидным видом с сексуальной репродукцией.

УДК 582.715 (571.63) Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 6

© Р. В. Дудкин, С. Б. Гончарова, С. А. Волкова

НОВЫЙ ВИД РОДА *OROSTACHYS* (*CRASSULACEAE*) ИЗ ПРИМОРСКОГО КРАЯ

R. V. DUDKIN, S. B. GONTCHAROVA, S. A. VOLKOVA. A NEW SPECIES *OROSTACHYS* (*CRASSULACEAE*) FROM PRYMORSKY REGION

Описан новый вид *Orostachys gorovoii* (*Crassulaceae*), произрастающий на выходах карбонатных пород у с. Екатериновка и на хр. Чандалаз (Лозовый) в бассейне р. Партизанская (Сучан) Приморского края.

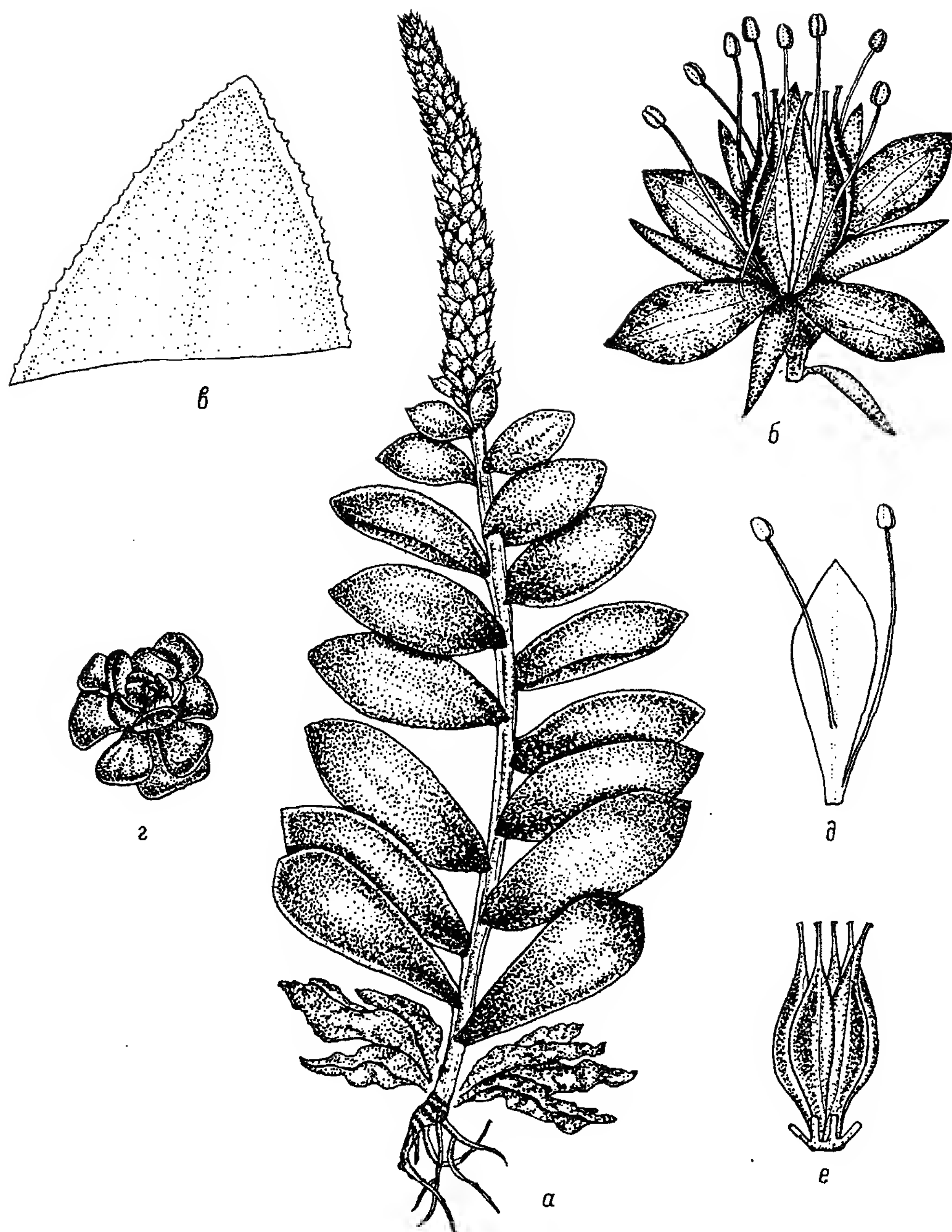
Ключевые слова: *Orostachys*, *Crassulaceae*, новый таксон.

Род *Orostachys* Fisch., по мнению разных авторов, объединяет от 10 до 22 видов (Борисова, 1939; Ohwi, 1965; Ohba, 1978; Eggli et al., 1995; Бялт, 1999), распространенных в умеренной зоне, преимущественно в Азии. В. Н. Ворошилов (1966) для флоры советского Дальнего Востока приводил 5 видов *Orostachys*, а позже 3 и 4 вида, включая их в состав *Sedum* L. (Ворошилов, 1982, 1985). По данным Т. А. Безделевой (1995), на российском Дальнем Востоке встречаются 6 видов *Orostachys*.

При изучении флоры известняков Приморского края в 1998—1999 гг. на сухих щебнистых склонах хр. Лозовый (Чандалаз) Р. В. Дудкиным был собран *Orostachys*, морфологически сходный с *O. malacophylla* (Pall.) Fisch., однако явно отличающийся от последнего хрящеватым (с многочисленными жесткими мозолистыми утолщениями) краем листовой пластинки. В результате изучения морфологических признаков собранных образцов, а также специальной литературы по *Orostachys* (Makino, 1901, 1910, 1940; Ohwi, 1954; Ohba, 1978, 1990; Ohba, Tagawa, 1990), литературных источников о флоре российского Дальнего Востока (Ворошилов, 1966, 1982; Безделева, 1995) и сопредельных регионов (Nakai, 1909, 1952; Kitagawa, 1979; Noda, 1971; Ohwi, 1965; Chen et al., 1984; Lee, 1993) мы установили, что данный вид является новым для науки. Далее приводится описание этого вида (см. рисунок).

Orostachys gorovoii Dudkin et S. Gontch. sp. nov.

Planta biennis, monocarpica, glauco-viridis, ad 30 cm alta, interdum foliorum rosulas filiales formans. Radix verticalis, radicibus adventicis numerosis. Caulis floriferus vulgo simplex, raro ramosus, erectus, polyphyllus. Folia alterna, acutata, margine cartilaginea, in parte superiore incrassationes callosas, numerosas, irregulares gerentia, inferiora obovata, sessilia, superiora late lanceolata vel lanceolata, subsessilia, amplexicaulia. Inflorescentia — racemus spiciformis, multiflorus, foliosus, densus, cylindricus, bracteae a lanceolato-ovatis in inflorescentiae parte inferiore usque ad subsubulatas in parte superiore. Flores pentameri, in inflorescentiae parte inferiore pedicellati, pedicellis ad 3 mm lg., in parte superiore subsessiles. Sepala elongato-triangulata, ad basin connata.



Orostachys gorovoii Dudkin et S. Gontch.

а — общий вид растения, *б* — цветок (общий вид), *в* — край и верхушка листа, *г* — ювенильная вегетативная розетка, *д* — лепесток с тычинками, *е* — плодолистики с нектарниками.

Petala virescentia, spathulata, paulo carinata, basi attenuata. Nectaria ad basin connata, anguste rectangularia vel anguste cuneata, latitudine triplo longiora. Androceum obdiplostemoneum, stamina in numero 10, libera, biseriata, externa petalis opposita, interna — alterna, antherae flavae, subglobosae. Gynoeceum apocarpum, folliculi ovati, lateraliter compressi, basi attenuati, virides vel rubescentes, stigmatibus longis et tenuibus.

Typus: Regio Primorskiensis, distr. Partizansk, jugum Lozovij (Chandalaz), in declivitatibus schistosis siccis, 11 IX 1999, R. Dudkin (LE, iso- in Herb. Horti bot. Vladivostok et in Herb. Inst. biochim. Vladivostok).

Affinitas: Specie *O. malacophylla* (Pall.) Fisch. affinis, sed foliis cartilagineis in parte superiore incrassationes callosas numerosas gerentibus differt.

Planta calciphilia obligata, in denudationibus carbonaticis in systemate fl. Partizanskaja (Suchan) habitans.

Species in honorem acad. P. G. Gorovoii nominatur.

Сизовато-зеленое двулетнее монокарпическое растение до 30 см выс., иногда образующее дочерние розетки листьев. Корень стержневой, с многочисленными адвентивными корнями. Цветущий стебель обычно простой, реже ветвистый, прямостоячий, густо облиственный. Листья очередные, заостренные, по краям хрящеватые, в верхней части с многочисленными неравномерными мозолистыми утолщениями, нижние обратнояйцевидные, сидячие, верхние широколанцетные или ланцетные, почти сидячие, стеблеобъемлющие. Соцветие — густая цилиндрическая облиственная многоцветковая колосовидная кисть, прицветники от ланцетно-яйцевидных в нижней части соцветия до шиловидных в его верхней части. Цветки пентамерные, в нижней части соцветия на цветоножках до 3 мм дл., в верхней части почти сидячие. Чашелистики удлиненно-треугольные, близ основания сросшиеся. Лепестки зеленоватые, лопатчатые, немного килеватые, у основания оттянутые. Нектарники близ основания сросшиеся, узкопрямоугольные или узкопеленовидные, в 3 раза длиннее своей ширины.

Андроцей обдиплостемонный, тычинки в числе 10, свободные, в 2 кругах, наружные супротивные лепесткам, внутренние очередные, пыльники желтые, почти шаровидные. Гинецей апокарпный, листовки яйцевидные, сплюснутые с боков, у основания оттянутые, зеленые или красноватые, с длинными и тонкими стилодиями.

Тип: Приморский край, Партизанский р-н, хр. Лозовый (Чандалаз), на сухих щебнистых склонах. 11 IX 1999. Р. В. Дудкин (LE, изо в гербариях Ботанического сада-института ДВО РАН и Тихоокеанского ин-та биоорганической химии ДВО РАН).

Родство. Близок к виду *O. malacophylla*, но отличается листьями, по краям хрящеватыми в верхней части с многочисленными мозолистыми утолщениями.

Облигатно кальцефильное растение, обитающее на обнажениях карбонатных пород в бассейне р. Партизанская (Сучан).

Вид назван в честь академика П. Г. Горового.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Безделева Т. А. Crassulaceae // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1995. Т. 7. С. 214—235.

Борисова А. Г. Crassulaceae // Флора СССР. М., 1939. Т. 9. С. 8—134.

Бялт В. В. Монография рода горноколосник (*Orostachys* Fisch., *Crassulaceae*): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1999. 23 с.

Ворошилов В. Н. Флора советского Дальнего Востока. М., 1966. 478 с.

Ворошилов В. Н. Определитель растений советского Дальнего Востока. М., 1982. 672 с.

Ворошилов В. Н. Список сосудистых растений советского Дальнего Востока // Флористические исследования в разных районах СССР. М., 1985. С. 139—200.

Chen W., Fu S., Fu K. Crassulaceae // Flora Reipublicae Popularis Sinicae. 1984. Vol. 34 (1). P. 31—220.

Eggli U., Hart H., Nyffeler R. Toward a consensus classification of the *Crassulaceae* // Evolution and systematics of the *Crassulaceae*. Leiden, 1995. P. 173—192.

Kitagawa M. Neo-Lineamenta Florae Manshuricae. Vaduz, 1979. 715 p.

Lee T. B. Illustrated flora of Korea. Seoul, 1993. 990 p.

Makino T. Observation on the Flora of Japan // Bot. Mag. Tokyo, 1901. Vol. 15. P. 141—145.

Makino T. Observation on the Flora of Japan // Bot. Mag. Tokyo, 1910. Vol. 24. P. 71—75.

Makino T. Illustrated flora of Nippon. Tokyo, 1940. 1006 p.

Nakai T. Flora Koreana. 1909. Part 1. Vol. 26. 304 p.

Nakai T. A synoptical sketch of Korean flora // Bull. Nat. Sci. Mus. (Tokyo). 1952. Vol. 33. N 1. P. 1—152.
Noda M. Flora of the N.-E. Province (Manchuria) of China. 1971. 736 p.
Ohba H. Generic and Infrageneric classification of the Old World *Sedoideae* (*Crassulaceae*) // Journ. Fac. Sci. Univ. Tokyo. 1978. Sec. 3. Vol. 12. N 4. P. 139—198.
Ohba H. Notes towards a monograph of the genus *Orostachys* (*Crassulaceae*) (1) // Journ. Jap. Bot. 1990. Vol. 65. N 7. P. 193—203.
Ohba H., Tagawa H. A note of *Orostachys malacophyllus* (Pallas) Fisch. and it related taxa from northern Japan. Notes towards a monograph of the genus *Orostachys* (*Crassulaceae*) (2) // Journ. Jap. Bot. 1990. Vol. 65. N 10. P. 303—308.
Ohwi J. Plantae Novae Japonicae // Bull. Nat. Sci. Mus. (Tokyo). 1954. Vol. 34. N 1. P. 1—8.
Ohwi J. Flora of Japan. Washington, 1965. 1066 p.

Тихоокеанский институт биоорганической химии ДВО РАН
Владивосток
Ботанический сад-институт ДВО РАН
Владивосток

Получено 19 V 2000

SUMMARY

A new species *Orostachys gorovoii* Dudkin et S. Gontch. is described. This species grows only on carbonate rocks of Partizanskaya (Sutchan) River basin, Lozovy mountain ridge in Primorsky region and differs from the allied species by cartilaginous leaf edge.

УДК 582.949.1

Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 6

© Г. А. Лазьков

НОВЫЙ ВИД РОДА *DRACOCEPHALUM* (*LAMIACEAE*) И ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ В КИРГИЗИИ

G. A. LAZKOV. A NEW *DRACOCEPHALUM* (*LAMIACEAE*) SPECIES AND FLORISTIC FINDINGS IN KIRGHYZ REPUBLIC

Приведено описание нового вида рода *Dracocephalum ferganicum* Lazkov, а также сведения о местонахождении 6 видов, новых для флоры Киргизии или отдельных регионов Средней Азии.
Ключевые слова: новый вид, *Dracocephalum*, флористические находки, Киргизия.

В результате просмотра старых коллекций и вновь собранного материала были выявлены некоторые новые и не указывавшиеся ранее для Киргизии и отдельных регионов Средней Азии таксоны. Все цитированные в работе образцы переданы в Гербарий Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова РАН (LE). Дубликаты хранятся в гербарии Биолого-почвенного института НАН Киргизии (FRU).

В результате обработки материалов, собранных во время совместной киргизско-американской экспедиции по изучению взаимосвязи насекомых и травянистых сообществ, был выявлен новый вид рода *Dracocephalum* L., описание которого приводится далее. Жизненной формой, формой и расположением листьев этот вид напоминает *D. alberti* Regel, от которого хорошо отличается цветом розово-белого венчика с красными точками на нижней губе.

Новый вид рода *Dracocephalum* L.

Dracocephalum ferganicum Lazkov sp. nov.

Plantae perennes laxe caespitosae. Caules numerosi adscendentes, ad 15 cm lg., simplices, pilis brevibus subappressis vestiti, e rhizomate apice ramoso una cum foliis

radicalibus rosulatis exeuntes. Caudicis rami residuis petiolorum foliorum emortiorum tecti. Folia glabra, supra atroviridia, subtus pallide viridia; rosularia ad 1.0—1.4 cm lg., 0.8—1.2 cm lt., ovoidea, late ovoidea vel subrotundata, apice obtusa, basi rotundata vel subcordata, margine rotundato dentata, petiolata, petiolis laminis sesqui-triplo longioribus; caulina in paribus 2—3, similia, 7—10 mm lg., 4—8 mm lt., brevipetiolata. Verticillastri 2—4-flori, in inflorescentiam capitatam vel elongatam compactam 2—4 cm lg. conferti. Bracteae 4—6 mm lg., 2—4 mm lt., obovatae vel oblongo obovatae, margine aristato-dentatae, glabrae, violaceo-virides. Pedicelli 1—2 mm lg., pilis brevibus tecti. Calyx 8—10 mm lg., pilis brevibus eglandulosis tectus, tubulosus, indistincte bilobatus, dentibus acuminatis, tubo subrecto, 6—7 mm lg., labii superioris dente centrali late-ovoidei, 3 mm lg., 2—2.5 mm lt., dentibus lateralibus triangularibus 3 mm lg., 1 mm lt., labii inferioris dentibus anguste triangularibus, 3 mm lg., 0.8 mm lt. Corolla roseo-alba, 16—18 mm lg., extus breviter pubescens, tubo 10—12 mm lg., labio superiore 3—3.5 mm lg., subcordato bifido, labio inferiore 4.5—5 mm lg., trilobato, lobo centrali reniformi, bifido, rubro punctato, lobis lateralibus brevibus. Stamina sub corollae labio superiore occultata vel vix exserta, antherae glabrae, filamenta pubescentia. Pistillum corolae labio longius, stigma bipartitum. Semina ignota.

Typus: «Kirghizia, in declivibus generalibus boreali-orientalibus jugi Fergana, 18 km ad occidentali-austro-occidentem a pago Kasarman, angustiae fl. Urumbasch, 1550 m, in rupibus, 41°22′ lat. bor., 76°48′ lg. or., 15 VII 2000, G. Lazkov» (LE, iso — FRU).

Affinitas. Ab affini *D. albertii* Regel corolla roseo-alba (non violacea) differt.

Многолетние рыхлодерновинные растения. Стебли многочисленные, приподнимающиеся, простые, покрытые короткими, почти прижатыми волосками, выходящие вместе с розетками листьев из разветвленного на верхушке корневища. Ветви каудекса покрыты остатками черешков отмерших листьев. Листья голые, сверху темно-зеленые, снизу светло-зеленые; нижние 1.0—1.4 см дл., 0.8—1.2 см шир., яйцевидные, широкояйцевидные или почти округлые, на верхушке тупые, в основании округлые или почти сердцевидные, по краю округло зубчатые, черешковые, с черешком в полтора-три раза превышающим пластинку; стеблевые в числе 2—3 пар подобны прикорневым, 7—10 мм дл., 4—8 мм шир., короткочерешковые. Ложные мутовки 2—4-цветковые, собраны в компактное головчатое или продолговатое соцветие 2—4 см дл. Прицветники 4—6 мм дл., 2—4 мм шир., обратнояйцевидные или продолговато-обратнояйцевидные, по краю остисто-зубчатые, голые, фиолетово-зеленые. Цветоножки 1—2 мм дл., покрытые короткими нежелезистыми волосками. Чашечка 8—10 мм дл., покрытая короткими нежелезистыми волосками, трубчатая, неясно двугубая, с острыми зубцами; трубка почти прямая, 6—7 мм дл.; центральный зубец верхней губы широкояйцевидный, 3 мм дл., 2—2.5 мм шир., боковые зубцы верхней губы треугольные, 3 мм дл., 1 мм шир., зубцы нижней губы узкотреугольные, 3 мм дл., 0.8 мм шир. Венчик розово-белый, снаружи коротко опушенный, 16—18 мм дл.; трубка 10—12 мм дл., снаружи коротко опушенная; верхняя губа 3—3.5 мм дл., почти сердцевидная, двунадрезанная, нижняя губа 4.5—5 мм дл., трехлопастная, с почковидной, с красными точками, двунадрезанной центральной и короткими боковыми лопастями. Тычинки скрыты под верхней губой венчика или слегка выступают, пыльники голые, нити тычинок опушенные. Пестик длиннее верхней губы венчика, рыльце двураздельное. Семена неизвестны.

Тип: «Киргизия, Ферганский хребет, северо-восточный макросклон, 18 км на ЗЮЗ от с. Казарман, ущелье р. Урумбаш, 1550 м, скалы, 41°22′ с. ш., 73°48′ в. д., 15 VII 2000, Г. Лазьков» (LE, изотип — FRU).

Паратип: «там же, N 32136, 15 VII 2000, Л. Р. Филлипп (L. R. Phillippe)» (ILLS).

Родство. От близкого *D. albertii* Regel отличается розово-белым, а не фиолетовым венчиком.

Растение, по-видимому, эндемичное для низкогорий северо-восточного склона Ферганского хребта. На Чаткальском хребте был собран образец змееголовника, по строению чашечки и опушению растения напоминающий наш новый вид, с этикет-

кой: «Зап. Тянь-Шань, Чаткальский хр., Афлатунское лесничество Джаляль-Абадского кантона, долина р. Итокара, на скалах по берегу реки, 28 VIII 1928, Дзенс-Литовская» (LE). Однако данный образец отличается более крупными, в основании ясно сердцевидными листьями с широкими зубцами. Для точного определения этого растения необходимы дополнительные сборы, так как, к сожалению, образец был собран после цветения без венчиков.

Флористические находки

1. *Rindera cristulata* Lipsky. Новая находка для Киргизии: «Таласский хребет. ущелье Кара-Коин, злаково-разнотравная лугостепь, 12 VII 1960, В. Шарашова; там же, суб[альп.] лугостепь, 14 VI 1956, она же (с незрелыми плодами); там же, 25 VI 1958, она же (с цветками и незрелыми плодами)». Ранее вид указывался только с Кураминского хр. (Ли, 1986). Растения из Киргизии, при общем сходстве с типовыми образцами *R. cristulata*, отличаются более длинными нитями тычинок и крупными сводиками.

2. *Galeopsis ladanum* L. Ранее в Средней Азии был известен только из окр. Ташкента (Туляганова, 1998). Для Киргизии приводится по следующим материалам: «Иссык-Кульская обл., Тюпский район, хр. Терскей Ала-Тоо, окр. стационара института биологии „Кар-Кыра" 16 IV 1985, Р. Айдарова; Чон-Кемин, 9 км на запад от с. Ак-Тюз, ущ. Карагалы-Булак, 26 VII 2000, Г. Лазьков».

3. *Xeranthemum annuum* L. Заносное растение, в настоящее время широко распространенное на галечниках в Чуйской долине, но не отмеченное во «Флоре Киргизской ССР» и в «Определителе растений Средней Азии». Собирается местным населением и используется для изготовления сухих букетов. Вид неоднократно наблюдался в позднелетний период в состоянии, не допускавшем точного определения, в окр. г. Токмак. Первый сбор из Киргизии относится к 1946 г.: «Кирг. ССР, Чуйский район, в 12 км от Токмака, на галечнике (коллектор неизвестен)». Более поздний сбор: «Киргизский хр., восточная часть, вдоль дороги, ведущей в ущ. Кегеты, 1 VI 2000, Г. Лазьков».

4. *Salvia verticillata* L. Вид не отмечался в «Определителе...» (Махмедов, 1987) для Средней Азии. В качестве заносного растения указывался только для северного Казахстана (Терехова, 1964). Собран следующий гербарный материал: «Восточный конец хребта Терскей Ала-Тоо, северный макросклон, ущелье реки Чон-Кызылсу, у дороги, В. Шихотов». Собрана только верхняя часть растения с соцветием, которая дает возможность определить данный вид. Б. А. Султанова (личное сообщение) наблюдала подобное растение на том же хребте, но в ущелье Тосор. По-видимому, в настоящее время это заносное растение достаточно широко распространилось в Иссык-Кульской котловине.

5. *Centaurea solstitialis* L. Популяция этого нового для Киргизии заносного вида, в течение ряда лет существует на Атойнокском хр. В этом году был собран гербарный материал: «Атойнокский хр., ущ. р. Курпсай, склон южной экспозиции, близ устья, 24 VI 2000, М. Пименов, Е. Клюйков, Г. Лазьков».

6. *Youngia serawschanica* (B. Fedtsch.) Babc. et Stebb. Новый вид для Внутреннего Тянь-Шаня: «хребет Джаман-Тоо, близ слияния рек Арпа и Каракол, 2830 м над ур. м., 40°48′ с. ш., 74°43′ в. д., 18 VII 2000, Г. Лазьков».

Благодарности

Автор выражает благодарность Национальному Научному Фонду США (U. S. National Science Foundation) за финансовую поддержку исследований по изучению взаимосвязи насекомых с растительными сообществами в Киргизии. Во время экспедиции, организованной в рамках данных исследований, и были собраны материалы, послужившие основой для данной статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ли А. Д. Род *Rindera* L. — Риндера // Определитель растений Средней Азии. Ташкент, 1986. Т. 8. С. 151—155.

Махмедов А. М. *Salvia* L. — Шалфей // Определитель растений Средней Азии. Ташкент, 1987. Т. 9. С. 138—151.

Терехова В. И. Род Шалфей — *Salvia* L. // Флора Казахстана. Алма-Ата, 1964. Т. 7. С. 425—432.

Туляганова М. *Galeopsis* L. — Пикульник // Определитель растений Средней Азии. Ташкент, 1998. Т. 9. 115 с.

Биолого-почвенный институт НАН
Киргизии
Бишкек

Получено 23 X 2000

SUMMARY

A new species *Dracocephalum D. ferganicum* Lazkov is described. The data on 6 species newly recorded for Kirghyz Republic and for certain regions of Middle Asia are given.

УДК 582.998

Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 6

© О. В. Чернева

КОНСПЕКТ ВИДОВ СЕКЦИЙ *PENDULIFLORAE, INTEGRAE* РОДА *JURINEA* (*ASTERACEAE*)

O. V. CHERNEVA. SYNOPSIS OF THE SPECIES OF THE SECTIONS *PENDULIFLORAE, INTEGRAE* OF THE GENUS *JURINEA* (*ASTERACEAE*)

Представлен критический обзор видов секций *Penduliflorae* и *Integrae* рода *Jurinea*. В состав секций внесены изменения, границы секций уточнены, описания секций скорректированы и дополнены, структура секций переработана, выделены подсекции, детализировано географическое распространение видов.
Ключевые слова: *Jurinea*, Средняя Азия.

Продолжаем публикацию критической ревизии рода *Jurinea* Cass. (Чернева, 1998, а, б; 1999, 2000, а, б). Настоящее исследование посвящено критическому обзору видов секции *Penduliflorae* Iljin и *Integrae* Iljin. В результате работы уточнены границы и дополнены описания секций, проанализирована структура секций, выделены новые подсекции, для каждого вида указаны источник первоописания, основные синонимы, сведена основная литература по виду, указан тип и место его хранения, выделены лектотипы (если это не было сделано раньше), указано географическое распространение, приведены необходимые комментарии.

Критическое изучение новых материалов из хр. Кара-Тау позволило определить родство вида *J. eximia* Tek., поместив его в секц. *Penduliflorae* Iljin. Ранее этот вид рассматривался в составе секц. *Derderia* (Jaub. et Spach) Iljin.

Анализ признаков видов секц. *Integrae* Iljin позволил наметить внутри секции 2 подсекции. Уточненная структура секции более четко характеризует особенности видов этого подразделения рода. В связи с этим анализом найдено родство *J. mariae* Pavl. и *J. nivea* C. Wincl., до этого рассматриваемых в составе секц. *Chaetocarpae* Iljin (Ильин, 1962), а также *J. helichrysifolia* M. Pop., до этого рассматриваемого в составе секц. *Insculptae* (Ильин, 1962).

Секция 1. *Penduliflorae* Iljin, 1962, Фл. СССР, 27 : 721, 602, p. min. p., quoad typum. — Sect. *Derdera* (Jaub et Spach) Iljin, 1962, Фл. СССР, 27 : 647, p. min. p.; Черн. 1998, Бот. журн. Т. 83, № 9, 105, p. min. p.

Корзинки одиночные на верхушке стебля или немногочисленных ветвей, многоцветковые (больше 100), крупные, 25—35 мм в диам. Обертка чашевидная. Листочки обертки многочисленные, многорядные, все заостренные в длинные, 8—15 мм дл., тонкие, по краю с обеих сторон шероховатые от шипиков, колючки. Семянки продолговатые, голые, гладкие, на верхушке с зубчатой окраиной. Венчики 28—45 мм дл., краевые — отогнутые наружу, но не повислые, центральные — торчащие вверх. Щетинки хохолка белые, перистые.

Многолетние растения с толстыми шерстисто-войлочными каудексами и толстыми, 5—8 мм в диам., простыми или незначительно ветвистыми, обычно густо облиственными до самой корзинки, стеблями. Листья кожистые, жестковатые, с обеих сторон зеленые, цельные, цельнокрайные, продолговато-овальные, стеблевые — сидячие, длинно низбегающие или у основания с ушками, охватывающими стебель, и незначительно низбегающие.

Тип: *J. robusta* Schrenk.

1. *J. robusta* Schrenk, 1845, Bull. Phys.-Math. Acad. Sci. Petersb. 3 : 109; Ильин, 1962, Фл. СССР, 27 : 605, табл. 44; Черн. и Цукерваник, 1993, Опред. раст. Средн. Азии, 10 : 385.

Описан из Казахстана.

Тип: «In vallibus montium Chantau, 1843, Schrenk» (LE).

Казахстан (Сев. Тянь-Шань: Чу-Илийские горы, горы Сюгаты).

2. *J. eximia* Tek. 1938, Бот. мат. (Ленинград), 7, 6 : 123, табл.; Ильин, 1962, Фл. СССР, 27 : 646; Черн. и Цукерваник, 1993, Опред. раст. Средн. Азии, 10 : 391.

Описан из Казахстана.

Тип: «Montes Kara-Tau syrdarjenses; in decliviis lapidosis Karn-Dzharyk, alt. 900 m s. m. 5 VII 1935, N 400, Tekutjev» (LE).

Казахстан (Зап. Тянь-Шань: хребет Кара-Тау).

Положение вида в системе рода до последнего времени было не совсем ясным. Имеющийся в нашем распоряжении материал по виду не давал возможности достаточно подробно провести анализ признаков. Только изучение дополнительного гербарного материала, поступившего к нам из хребта Кара-Тау, позволило нам точно определить родство этого удивительного вида и найти ему место в системе рода.

Секция 2. *Integrae* Iljin, 1962, Фл. СССР, 27 : 721, 583. — Sect. *Chaetocarpae* Iljin, 1962, Фл. СССР, 27 : 677, p. p. — Sect. *Insculptae* Iljin, 1962, Фл. СССР, 27 : 723, 624, p. min. p.

Корзинки одиночные на верхушках стеблей, многоцветковые. Обертки от узкочашевидных до широкочашевидных. Листочки обертки 3—6-рядные, все прижатые, продолговато-ланцетные или ланцетные, постепенно заостренные в пленчатые остроконечия или все равные по длине, на верхушке с извилистым травянистым придатком (*J. tortisquamea*). Семянки обратнопирамидальные, 4-гранные, обычно со сглаженными ребрами, голые, гладкие или только под мелкозубчатой коронкой слегка вздутые и с отдельными зубчиками по ребрам или под коронкой. Венчики все вверх торчащие, 12—22 мм дл. Щетинки хохолка снежно-белые, густо шероховатые или почти коротко перистые.

Полукустарнички или многолетние травы с многоглавыми одревесневшими каудексами. Стебли простые или незначительно ветвистые, обычно облиственные в нижней половине или почти по всей длине. Листья все цельные и цельнокрайные, иногда на верхушке тройчатые (*J. trifurkata*), реже в нижней половине с отдельными зубцами (*J. mariae*).

Тип: *J. abolinii* Iljin.

Subsect 1. *Sessilifoliae* Tschern. subsect. nov.

Folia caulina sessilia, non decurrentia.

Typus: *J. abolinii* Iljin.

Листья сидячие, не низбегающие.
Тип: *J. abolinii* Iljin.

1. *J. abolinii* Iljin, 1928, Изв. Главн. бот. сада СССР, 27, 1 : 83; он же, 1962, Фл. СССР, 27 : 584, табл. 45, рис. 2; Черн. и Цукерваник, 1993, Опред. раст. Средн. Азии, 10 : 382.

Описан из Киргизии.

Тип: «Jugum Alexandri, fauces Buamskoje, in saxis arenosis rubris gypsoferis, 27 VII 1926, N 734, R. Abolin» (LE).

Киргизия (Внутренний Тянь-Шань: хребет Киргизский Алатау — Боамское ущелье).

Известен только с красных гипсоносных песчаников в Боамском ущелье.

2. *J. caespitans* Iljin, 1924, Бот. мат. (Ленинград), 5, 11—12 : 167; он же, 1962, Фл. СССР, 27 : 587, табл. 43, рис. 1; Черн. и Цукерваник, 1993, Опред. раст. Средн. Азии, 10 : 383.

Описан из Киргизии.

Тип: «Andishan, accensus trajectum inter fl. Kok-Bulak et fl. Ak-Kur (accolae dextrae fluvii Kysyl-Ungur), 15 VIII 1911, N 1777, O. Knorring et Z. Minkwitz» (LE).

Киргизия (Зап. Тянь-Шань: хребты Узунахматский, Атойнокский, Ферганский — сев.-зап.).

Близок к *J. abolinii*, но отличается от него в первую очередь незначительно растопыренно ветвистыми от основания (а не простыми), олиственными равномерно по всей длине (а не тем, что листья собраны главным образом в прикорневую розетку) стеблями.

3. *J. schachimardanica* Iljin, 1961, Бот. мат. (Ленинград), 21 : 386, рис. 4; он же, 1962, Фл. СССР, 27 : 585; Черн. и Цукерваник, 1993, Опред. раст. Средн. Азии, 10 : 382.

Описан из Киргизии.

Тип: «Systema fluminis Kara-Kasyk, in vicinitate balnearum Schachimardan, prope pagum Schachimardan, 30 VII 1935, N 169, M. Sovetkina» (TASH).

Киргизия (Памиро-Алай: хребет Алайский — сев.-зап.).

4. *J. nivea* C. Winkl. 1892, Тр. Петерб. бот. сада, 11, 2 : 312; Ильин, 1962, Фл. СССР, 27 : 694; Черн. и Цукерваник, 1993, Опред. раст. Средн. Азии, 10 : 397.

Описан из Киргизии.

Тип: «In itinere Pamirico prope Kawuk ad ripam fluminis Kysylssu, VI 1878, Kuschakewicz» (LE).

Киргизия (Памиро-Алай: Алайская долина).

От *J. schachimardanica* Iljin отличается более низким, 8—20 (а не 20—30) см выс. стеблем и более крупными, 20—25 (а не 10—15) мм в диам., корзинками. М. М. Ильиным рассматривался в составе секции *Chaetocarpae* Iljin.

5. *J. trifurcata* Iljin, 1961, Бот. мат. (Ленинград), 21 : 382, рис. 1; он же, 1962, Фл. СССР, 27 : 593; Черн. и Цукерваник, 1993, Опред. раст. Средн. Азии, 10 : 384.

Описан из Киргизии.

Тип: «Jugum Czatkal, divortia aquarum inter flumina Kara-Gaily et Karassu, in rupibus et inter fragmina lapidum, 29 VII 1927, N 64, M. Uspenskaja» (TASH).

Киргизия (Зап. Тянь-Шань: хребет Чаткальский).

Среди видов подсекции выделяется прикорневыми и нижними стеблевыми листьями, на верхушке трехраздельными, по краю сильно завернутыми вниз почти до средней жилки.

Subsect. 2. *Decurrentifoliae* Tschern. subsect. nov.

Folia caulina decurrentia.
Typus: *J. eduardi-regelii* Iljin.

Стеблевые листья низбегающие.
Тип: *J. eduardi-regelii* Iljin.

6. *J. eduardi-regelii* Iljin, 1925, Тр. Туркест. научн. общ. 2 : 18, табл. 2; он же, 1962, Фл. СССР, 27 : 587; Черн. и Цукерваник, 1993, Опред. раст. Средн. Азии, 10 : 383.

Описан из Узбекистана.

Тип: «Зап. Алатау, у г. Ташкент, между Ак-Таг-Тай и Ак-Саготи, VI 1872. Корольков» (LE).

Казахстан (Зап. Тянь-Шань: хребты Каратау, Каржантау, Угамский); Киргизия (Зап. Тянь-Шань: хребты Чаткальский, Сандалашский); Узбекистан (Зап. Тянь-Шань: хребты Каржантау, Угамский, Чаткальский, Кураминский).

7. *J. capusii* Franch. 1883, Ann. Sci. Nat. (Paris), sér. 6, 16 : 328; Ильин, 1962, Фл. СССР, 27 : 588; Черн. и Цукерваник, 1993, Опред. раст. Средн. Азии, 10 : 383.

Описан из Узбекистана.

Тип: «Ona Oulgane, dans les monts Tchirtchik, alt. appr. 1800 metres, 22 VIII 1881. Capus» (P).

Казахстан (Зап. Тянь-Шань: хребты Таласский Алатау, Каржантау); Киргизия (Зап. Тянь-Шань: хребты Чаткальский, Сандалашский, Ферганский — зап.); Узбекистан (Зап. Тянь-Шань: хребты Каржантау, Пскемский, Чаткальский).

От *J. eduardi-regelii* хорошо отличается в основном опушением листьев, которые у *J. capusii* сверху зеленые, шероховатые, снизу серые, паутинисто-войлочные (а не одноцветные с обеих сторон, голые, зеленые или снизу с очень тонким паутинистым налетом).

8. *J. mariae* Pavl. 1950, Вестн. АН КазССР, 3, 60 : 34, рис. 11; Ильин, 1962, Фл. СССР, 27 : 702; Черн. и Цукерваник, 1993, Опред. раст. Средн. Азии, 10 : 383.

Описан из Узбекистана.

Тип: «Distr. Bostandyk, montes Pskemenses, in saxosis prope macula novali sub summa, Aksar-ssaj, prope rupis Napaj, 23 VII 1949, N. Pavlov» (LE).

Узбекистан (Зап. Тянь-Шань: хребты Пскемский, Чаткальский — юг).

Очень близок к *J. capusii*, от которого отличается главным образом неравномерно крупнозубчатыми по краю или почти лопастными в нижней половине (а не цельнокрайными) прикорневыми и нижними стеблевыми листьями и более длинными, 15—17 (а не 10—15) мм дл., венчиками. М. М. Ильин (1962) рассматривал вид в секции *Chaetocarpae* Iljin.

9. *J. tortisquamea* Iljin, 1924, Бот. мат. (Ленинград), 5, 4 : 58; он же, 1962, Фл. СССР, 27 : 590; Черн. и Цукерваник, 1993, Опред. раст. Средн. Азии, 10 : 383.

Описан из Узбекистана.

Лектотип (Чернева h. l.): «In itinere inter Tschimgan et Britsch-Mulla, 6 VI 1914, N 1306, Z. Minkwitz» (LE).

Казахстан (Зап. Тянь-Шань: хребет Каржантау — юг); Узбекистан (Зап. Тянь-Шань: хребты Каржантау — юг, Угамский, Пскемский, Чаткальский — юго-зап.).

Среди видов подсекции выделяется формой листочков обертки, которые все почти равной длины, наружные и средние линейные, оттянутые в узкий травянистый, изогнутый придаток, внутренние узколанцетные, постепенно остевидно заостренные.

10. *J. androsovii* Iljin, 1924, Бот. мат. (Ленинград), 5, 11—12 : 168; он же, 1962, Фл. СССР, 27 : 591; Черн. и Цукерваник, 1993, Опред. раст. Средн. Азии, 10 : 384.

Описан из Киргизии.

Лектотип (Чернева h. l.): «In Fergana, Skobelev, montes prope pagum Utsch-Kurgan, 30 V 1916, N 574, N. Androssov» (LE).

Киргизия (Памиро-Алай: хребет Алайский).

11. *J. macranthodia* Iljin, 1924, Бот. мат. (Ленинград), 5, 5 : 67; он же, 1962, Фл. СССР, 27 : 591; Черн. и Цукерваник, 1993, Опред. раст. Средн. Азии, 10 : 384.

Описан из Киргизии.

Тип: «Fergana; Osch, per proclive a trajectu Darbasa-bel in vallem Tara, 14 VI 1913, N 537, O. Knorring» (LE).

Киргизия (Памиро-Алай: хребет Алайский — вост.).

Очень близок к *J. androsovii*, от которого отличается более крупными, 30—40 (а не 20—25) мм выс. и 30 (а не 15—20) мм шир., корзинками и отсутствием ушек при основании стеблевых листьев.

12. *J. kokanica* Iljin, 1924, Бот. мат. (Ленинград), 5, 5 : 66; он же, 1962, Фл. СССР, 27 : 592; Черн. и Цукерваник, 1993, Опред. раст. Средн. Азии, 10 : 384.

Описан из Киргизии.

Лектотип (Чернева, h. l.): «Rabat prope exitus fl. Karamujnak in vallem, steppa artemisieto graminieta, 29 V 1913, N 604, Z. A. Minkwitz» (LE).

Киргизия (Памиро-Алай: хребет Туркестанский); Узбекистан (Памиро-Алай: хребты Туркестанский, Мальгузарский, Нуратау); Таджикистан (Памиро-Алай: хребты Туркестанский, Зарафшанский — к. Кумарг).

Среди видов подсекции *J. kokanica* и *J. helichrysifolia* выделяются покровом листьев, которые сильно шероховатые от густо расположенных бугорков и извилистых уплощенных многоклеточных волосков, сосредоточенных особенно по жилкам и верхней поверхности пластинки листа.

13. *J. helichrysifolia* M. Pop. ex Iljin, 1962, Фл. СССР, 27 : 724, 633; Черн. и Цукерваник, 1993, Опред. раст. Средн. Азии, 10 : 389.

Описан из Таджикистана.

Тип: «Ad radices montium jugi Hissar in ditione Kschtut, in ripa fl. Negnot, M. Popov» (TASH).

Таджикистан (Памиро-Алай: хребет Зарафшанский).

Очень близок к *J. kokanica*, от которого хорошо отличается листьями линейными (а не продолговато-ланцетными), 1.5—2 (а не 5—6) мм шир., с сильно завернутыми вниз краями (а не плоскими). М. М. Ильиным вид рассматривался в секции *Insculptae* Iljin.

Благодарности

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 00-04-48979).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ильин М. М. Наголоватка — *Jurinea* Cass. // Флора СССР. М.; Л., 1962. Т. 27. С. 538—704.

Чернева О. В. Критический обзор видов секций *Corymbosae* Benth. и *Suffruices* Iljin рода *Jurinea* Cass. (*Asteraceae*) // Нов. сист. высш. раст. 1998а. Т. 31. С. 250—256.

Чернева О. В. Конспект видов секций *Stechmania* и *Derderia* рода *Jurinea* (*Asteraceae*) // Бот. журн. 1998б. Т. 83. № 9. С. 98—105.

Чернева О. В. Конспект видов секций *Olgae, Nanae, Pendentiflorae* рода *Jurinea* (*Asteraceae*) // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 8. С. 112—119.

Чернева О. В. Конспект видов секций *Stenocephalae* и *Jurinea* рода *Jurinea* (*Asteraceae*) // Бот. журн. 2000а. Т. 85. № 12. С. 87—89.

Чернева О. В. Критический обзор видов секции *Neobellae* Nemirova рода *Jurinea* Cass. (*Asteraceae*) // Нов. сист. высш. раст. 2000б. Т. 32. С. 169—177.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 12 IX 2000

SUMMARY

A survey of the species from the sections *Penduliflorae* and *Integrae* of the genus *Jurinea* is presented. The section composition is changed, the section limits structure and descriptions are corrected. Subsections are separated and the species distribution is detailed.

© Н. Б. Алексеева

О ТАКСОНОМИЧЕСКОМ СТАТУСЕ *IRIS MUSULMANICA* И *I. KLATTII* (*IRIDACEAE*)

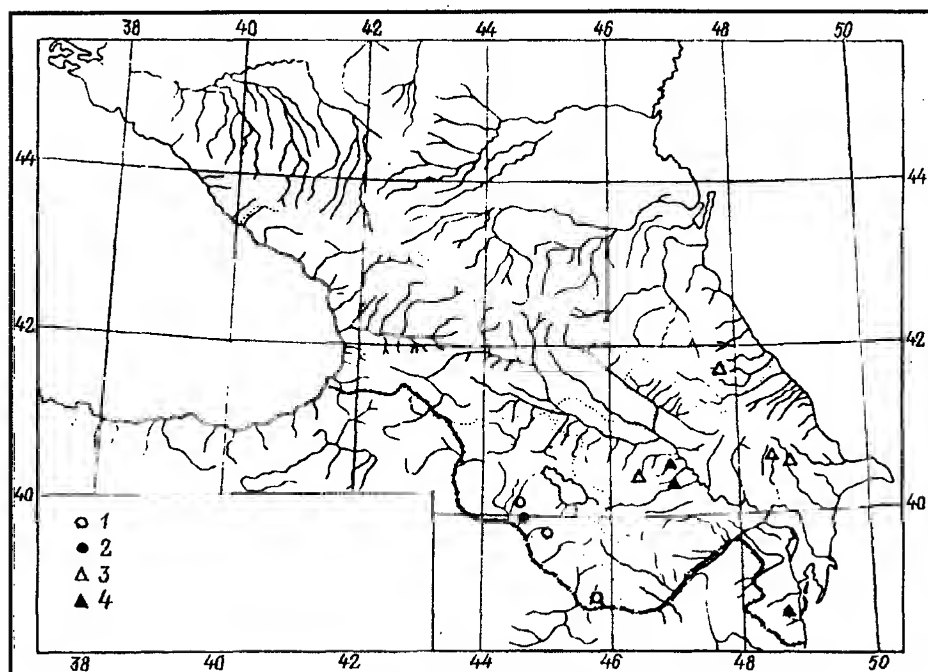
N. B. ALEXEEVA. ON THE TAXONOMIC STATUS OF *IRIS MUSULMANICA* AND *I. KLATTII* (*IRIDACEAE*)

Обосновывается таксономическая самостоятельность *Iris musulmanica* и *I. klattii*, которые достаточно продолжительное время рядом ботаников объединялись в один вид; проанализирована их морфологическая характеристика.

Ключевые слова: *Iris musulmanica, I. klattii*, таксономия, самостоятельность видов.

На территории Закавказья произрастает ряд сходных, трудно различимых видов подрода *Xyridion* (Tausch) Spach рода *Iris* L.: *I. carthaliniae* Fomin, *I. klattii* Kem.-Nat., *I. musulmanica* Fomin, *I. pseudonotha* Galushko, которые близки к южноевропейскому *I. spuria* L.

Iris musulmanica Fomin (1909, Вестн. Тбил. бот. сада, 14 : 46. — *I. spuria* L., subsp. *musulmanica* (Fomin) Takht. et Fed. 1972, Фл. Еревана : 10) был описан А. Н. Фоминым (Фомин, 1909) по живым коллекциям из села Давалу бывш. Эриванской губернии и гербарным коллекциям А. Б. Шелковникова (бывш. Наметабадский поур бывш. Арешского уезда бывш. Елисаветпольской губернии). Тип хранится в Тбилиси. Долгое время в отечественной литературе (Федченко, 1935; Гроссгейм, 1940; Карягин, 1952; Родионенко, 1961) признавалась самостоятельность этого вида. А. Л. Тахтаджян и Ан. А. Федоров (1972) во «Флоре Еревана» предложили комбинацию — *I. spuria*



Распространение *Iris musulmanica* (*1, 2*) и *I. klattii* (*3, 4*) на Кавказе.

1, 3 — по гербарным образцам, хранящимся в Гербарии БИН РАН (LE!); *2, 4* — по материалам Г. И. Родионенко и живым коллекциям, хранящимся в Ботаническом саду БИН.

subsp. *musulmanica*, принятую рядом ботаников (Mathew, 1975; Ахвердов, Мирзоева, 1982).

M. Mathew (1981, 1989), один из крупнейших монографов рода *Iris*, относит в синонимы *I. spuria* subsp. *musulmanica, I. violacea* Klatt, *I. daenensis* Kotschy ex Baker и *I. klattii* Kem.-Nat.

I. klattii Kem.-Nat. (1948, в Гроссг. Опред. раст. Кавк. : 635. — *I. violacea* Klatt, 1867, Linnaea 35 : 384, non Savi, 1815), был назван Л. М. Кемулярией-Натадзе (1948) в честь ботаника Klatt, описавшего из Талыша *I. violacear* Klatt. Однако последнее название оказалось поздним омонимом и было заменено на *I. klattii*. Тип описанного из Талыша *I. violacea* хранился в Берлине и погиб при пожаре во время второй мировой войны.

Г. И. Родионенко (Rodionenko, 1972; Родионенко, 1977, 1981) при изучении живых коллекций Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН установил, что описанный Фоминым вид *Iris musulmanica* следует рассматривать в качестве синонима вида *I. klattii* Kem.-Nat. (=*I. violacear* Klatt). Позже Родионенко (1988) приходит к мнению, что тенденция объединения видов *I. notha* Bieb., *I. demetrii* A. Achverd. et N. Mirzoeva, *I. halophila* Pall., *I. sogdiana* Bunge, *I. carthalinia, I. klattii, I. musulmanica* подрода *Xyridion* с *I. spuria* неверна.

В процессе изучения живого и гербарного материала *I. musulmanica* и *I. klattii* нами был обнаружен ряд отличительных морфологических признаков этих таксонов, приведенных в таблице. Кроме того, они имеют разные ареалы (см. рисунок). *I. klattii* распространен в Дагестане (Исмаиловский р-н с. Касум) и Азербайджане (Шемаха Аксу, Агдаш, Евлах, Барда, Ленкорань, Гянджа), а *I. musulmanica* в Армении (близ Еревана, Зангибасар, Арарат), Азербайджане (Нахичевань) и широко распространен в Турции и Иране. Оба вида произрастают на открытых, хорошо освещенных, переменно избыточно увлажненных местах и болотистых лугах.

На наш взгляд, *I. musulmanica* и *I. klattii* — это близкие, замещающие виды, которые возникли в результате географической изоляции ряда популяций, некогда широко распространенного предкового вида.

Отличительные признаки *Iris musulmanica* и *I. klattii*

Вид	Длина цветоноса, см	Ширина листа, мм	Окраска околоцветника	Форма наружных долей околоцветника		Отношение длины ноготка к длине отгиба	Форма внутренних долей околоцветника	Семена	
				отгиб	ноготок			число в 1 г, шт.	масса 1000 шт., г
I. musulmanica	40—70	10—15	Беловато-желтоватая или голубая с желтым оттенком	Округло-эллиптическая или почти округлая	Ланцетная, книзу сужающаяся	Меньше либо равно	Обратнояйцевидные	43	21
I. klattii	80—90	18—20	Темно-фиолетовая или голубая с темными жилками	Широкояйцевидная или эллиптическая	Линейно-ланцетная, книзу расширяющаяся	Больше либо равно	Узкояйцевидно-ланцетные	36	28

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ахвердов А. А., Мирзоева Н. В. Биология ирисов флоры Армении. Ереван, 1982. 85 с.

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. Семейство *Iridaceae* — Касатиковые. Баку, 1940. С. 200—227.

Карягин И. И. Род *Iris* L. — Касатик // Флора Азербайджана. Баку, 1952. Т. 2. С. 214—236.

Кемулярия-Натадзе Л. М. О видовой самостоятельности карталинского касатика // Тр. Тбилис. гос. пед. ин-та им. А. С. Пушкина. Тбилиси, 1948. Т. 5. С. 83—89.

Родионенко Г. И. Род Ирис. М.; Л., 1961. 215 с.

Родионенко Г. И. Iridaceae Juss — Ирисовые или Касатиковые // Декоративные травянистые растения. Л., 1977. Т. 1. С. 158—311.

Родионенко Г. И. Ирисы. М., 1981. 155 с.

Родионенко Г. И. Ирисы. Л., 1988. 157 с.

Тахтаджян А. Л., Федоров Ан. А. Флора Еревана. Л., 1972. 394 с.

Федченко Б. А. Сем. Касатиковые — *Iridaceae* Lindl. // Флора СССР. Л., 1935. Т. 4. С. 498—588.

Фомин А. В. Несколько новых видов растений из Закавказья // Вестн. Тифлис. Бот. сада. 1909. Вып. 14. 46 с.

Mathew B. Iridaceae / Ed. by K. H. Rechinger. Flora Iranica. Graz-Austria, 1975. N 112. 79 p.

Mathew B. The Iris. London, 1981. 202 p.

Mathew B. The Iris. London, 1989. 215 p.

Rodionenko G. Irises — some history, the present and the future // Iris Year Book. London, 1972. 89 p.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 15 II 2000

SUMMARY

The taxonomic status of *Iris musulmanica* and *I. klattii* which were for a long time eonsidered as one species, is substituted basing on their morphological characteristics.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.29

© И. Н. Урбанавичене, Г. П. Урбанавичюс

PHAEOPHYSCIA POELTII (*PHYSCIACEAE, LICHENES*) — НОВЫЙ ВИД ДЛЯ РОССИИ

I. N. URBANAVICHENE, G. P. URBANAVICHUS. *PHAEOPHYSCIA POELTII (PHYSCIACEAE, LICHENES)* — A NEW SPECIES FOR RUSSIA

Приведены данные о новом для России виде лишайника *Phaeophyscia poeltii*.
Ключевые слова: лишайники, новая находка, *Phaeophyscia*.

Во время лихенологических исследований в Керженском заповеднике (Нижегородская обл., Борский р-н) в январе и октябре 1999 г. были собраны образцы лишайника, определенного впоследствии как *Phaeophyscia poeltii* (Frey) Nimis. Вид собран со ствола *Populus tremula* L. в пойменных широколиственных и смешанных лесах на берегу р. Керженец. Исследованные образцы соответствуют описанию вида, приведенному R. Moberg (1994). Образец *Phaeophyscia poeltii* хранится в гербарии Отдела лихенологии и бриологии БИН РАН (LE). Далее приводится описание вида и сравнение с близкими видами.

Phaeophyscia poeltii (Frey) Nimis, 1993, Lich. Italy : 528. — *Physcia poeltii* Frey, 1963, Ber. Scweiz. Bot. Ges. 73 : 490.

Таллом лопастной в виде плотно прижатых к субстрату розеток округлой или неправильной формы, до 4 см в диам. Верхняя поверхность светло-серо-коричневая до коричневой (иногда окраска неравномерная), матовая, без налета. Нижняя поверхность полностью светлая, в основном беловатая, местами светло-сероватая (всегда заметно светлее верхней поверхности), со светлыми простыми довольно тонкими, часто спутанными ризинами, практически не выступающими из-под лопастей. Лопасти в основном радиально расходящиеся, до 2 мм ширины, к концам расширяющиеся, более или менее грубоватые, не хрупкие, по краю на кончиках могут быть несильно разделенные на вторичные лопасти; в центральной части образуют сплошную корочку из неравномерно наложенных друг на друга коротких лопастей. Верхний коровый слой параплектенхимный, нижний коровый слой — прозоплектенхимный и не достаточно четко отграниченный от белого сердцевинного слоя.

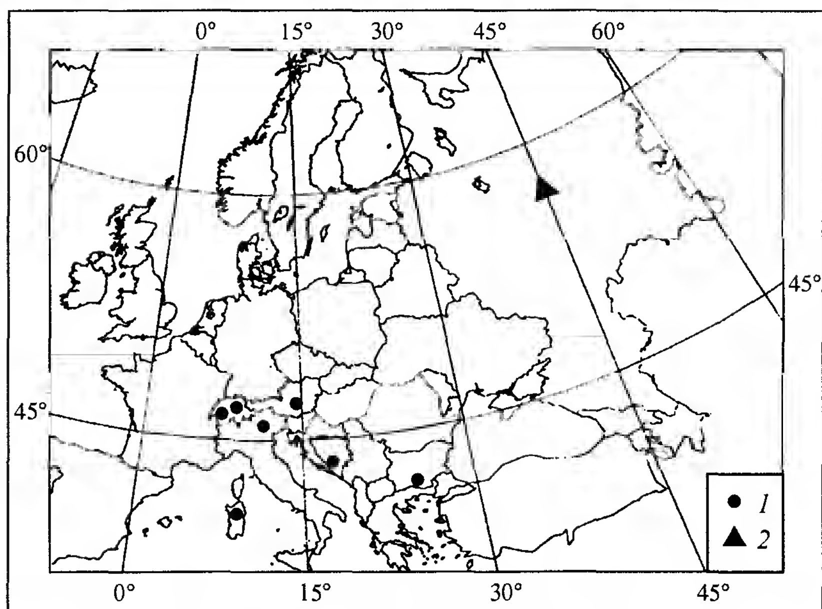
Апотеции многочисленные, собранные в центральной части таллома, сидячие, до 2 мм в диам., часто от взаимного давления сжатые, со светлыми волосками по нижнему краю, образующими так называемую корону, иногда со слабым налетом (от субстрата?), с постоянным толстым талломным краем. Споры *Physcia*-типа или средние между *Physcia* и *Pachysporaria*-типом (19.5) 21—24 (26) × (8.5) 9.5—12 (14) мкм.

Пикнидии рассеянные по таллому, пикноконидии эллипсоидные. Лишайниковых веществ не обнаружено. Коровый и сердцевинный слои с КОН не реагируют.

Обитает на стволах различных лиственных пород деревьев в более или менее освещенных условиях (например, на опушках леса или по берегам рек).

Распространение: Россия — Нижегородская обл.; Европа — Австрия, Швейцария, Болгария, Италия, Босния (см. рисунок).

Phaeophyscia poeltii довольно редкий вид, известный по немногим находкам в странах Центральной и Южной Европы. В России вид может быть распространен



Карта распространения *Phaeophyscia poeltii*.
1 — распространение в Европе (по литературным данным); *2* — место произрастания в Нижегородской обл.

более широко в Центральном, Центрально-Черноземном, Поволжском, Северокавказском регионах. Не выделяется лихенологами, вероятно, лишь из-за отсутствия его описания. Внешне имеет сходство с другим широко распространенным видом этого рода — *Phaeophyscia ciliata*. Главное отличие состоит в окраске нижней поверхности: у *P. ciliata* она черная с заметно проектирующимися из-под лопастей черными ризинами. Когда виды произрастают вместе, *P. poeltii* можно отличить по окраске верхней поверхности, которая у него более светло окрашена и менее блестящая. Главное отличие связано со строением нижнего корового слоя: у *P. ciliata* он черноокрашенный и параплектенхимный, четко отличающийся от белоокрашенного прозоплектенхимного у *P. poeltii*. По строению нижнего корового слоя *P. poeltii* более близок к соредиозному евразиатско-американскому виду *P. chloantha* (Ach.) Moberg и несоредиозному восточноазиатско-североамериканскому виду *P. denigrata* (Hue) Moberg (обнаружен нами в Южном Прибайкалье, Байкальский заповедник). Последний вид отличается от *P. poeltii* блестящей и более темной верхней поверхностью с зеленоватым оттенком, а также по обилию ризин на нижней поверхности. Здесь они более грубоватые и редкие (не спутываются в своеобразную кошму). В Восточной Азии имеется еще один вид — *P. trichophora* (Hue) Essl., близкий *P. poeltii*. Но *P. trichophora* отличается параплектенхимным нижним коровым слоем.

Благодарности

Авторы выражают признательность Н. С. Голубковой за участие и помощь в работе.

Работа выполнена при поддержке гранта ГЭФ (соглашение № II-B/20-99), администраций Байкальского и Керженского заповедников.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Moberg R. The identity of Physcia poeltii // Acta Bot. Fennica. 1994. Vol. 150. P. 121—124.

Байкальский заповедник
пос. Танхой

Получено 26 V 2000

SUMMARY

The data on a lichen *Phaeophyscia poeltii* (Frey) Nimis newly recorded for Russia are presented.

УДК 582.671 (571.1/5)

Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 6

© В. А. Бакалин, Е. Я. Мульдияров, Е. Д. Лапшина

HARPANTHUS DRUMMONDII (*GEOCALYCACEAE*, *HEPATICAE*) — НОВЫЙ ВИД ДЛЯ ЕВРАЗИИ

V. A. BAKALIN, E. Ya. MULDIYAROV, E. D. LAPSHINA. *HARPANTHUS DRUMMONDII* (*GEOCALYCACEAE*, *HEPATICAE*) — A NEW SPECIES FOR THE EURASIAN FLORA

Малоизвестный североамериканский вид *Harpanthus drummondii* (*Hepaticae*) впервые выявлен во флоре Евразии (Томская обл.). Находка в корне изменяет представления об ареале вида. Обсуждены отличия от морфологически сходных таксонов.

Ключевые слова: *Harpanthus*, *Geocalycaceae*, *Hepaticae*, Томская обл.

Просматривая коллекцию печеночников, собранную Е. Я. Мульдияровым и Е. Д. Лапшиной в Томской обл., В. А. Бакалин выявил малоизвестный североамериканский вид *Harpanthus drummondii* (Tayl.) Grolle, ранее для Евразии не указывавшийся.

Harpanthus drummondii был собран Е. Мульдияровым и Е. Лапшиной на гнилой древесине на лесном болоте «Кута» в 7 км к юго-востоку от с. Окунеево Зырянского р-на Томской обл. 18 VII 1998 г. Географические координаты места сбора определены с помощью GPS и соответствуют 56°45′32″ с. ш. и 87°05′25″ в. д.

Болото расположено на 2-й правобережной террасе р. Кия, которая берет начало в горах Кузнецкого Алатау и стекает почти с юга на север по предгорной пологонаклонной равнине (Григор, 1951; Рагозин, 1951) до впадения в р-не с. Зырянское в р. Чулым, правый приток Оби. Абсолютные отметки поверхности, как правило, не превышают 200 м, относительные изменяются от 1—2 до 40 м. Болото «Кута» возникло путем зарастания мелководного озера.

Приводим краткое описание фитоценоза.[1] Высота берез достигает 20—24 м, при диаметре стволов 18—25 см. Сомкнутость крон составляет 50—60 %. Единично присутствуют лиственница и ель. Пониженные участки заселяются таволгой *Spiraea salicifolia* и кочками осоки *Carex cespitosa*. Проективное покрытие кустарникового яруса составляет 25—30 %, осоки дернистой — до 35 %. Заметную роль в травостое играют также *Calamagrosis purpurea*, *Filipendula ulmaria*, остальные виды присутствуют в малом обилии и представлены сочетанием лесных (*Rubus arcticus*, *Trientalis europaea*, *Pyrola rotundifolia*, *Solidago virgaurea*, *Maianthemum bifolium*) и типично болотных видов (*Equisetum fluviatile*, *Comarum palustre*, *Naumburgia thyrsiflora*, *Phragmites australis* и др.). Всего на площади 100 м^2 выявлено 28 видов высших сосудистых растений и более 30 видов мохообразных.

Моховой покров мозаичный. Общее покрытие его составляет 20—25 %. Моховые дернины, покрывающие основания деревьев, как правило, многовидовые. Основу их обычно составляют *Sanionia uncinata*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Brachythecium salebrosum* при участии *Campylium sommerfeltii*, *Brachythecium reflexum*, *B. oedipodium*, *Mnium stellare*, *Plagiothecium cavifolium*, среди которых всегда присутствуют

---

[1] Названия печеночников приводятся по списку для территории бывшего СССР (Константинова и др., 1992); мхов, по: Игнатов, Афонина (1992); сосудистых растений, по: Флора Сибири (1988—1996).

печеночники *Crossogyna autumnalis, Liochlaena subulata, Chiloscyphus pallescens, Tritomaria exsectiformis. Blepharostoma trichophyllum* и др.

Harpanthus drummondii был обнаружен в виде незначительной примеси в дернине *Cephalozia bicuspidata* на гнилой древесине в основаниях берез в краевой березово-спирейно-кочкарноосоковой полосе болотного массива.

В Америке вид произрастает также на гнилой древесине, но, как правило, в неморальных ценозах в смеси с *Odontoschisma denudatum, Lophocolea heterophylla, Geocalyx graveolens, Cephalozia catenulata, C. lunulifolia, Nowellia curvifolia, Calypogeia suecica*, и только на крайнем северо-востоке американской части ареала, в Новой Англии, он обнаруживается в смеси с *Scapania umbrosa, S. apiculata, Lophozia ventricosa, Cephalozia lunulifolia, Tritomaria exectiformis, Blepharostoma trichophyllum* (Schuster, 1980).

Вид был известен только из неморальных областей восточной части Северной Америки (штаты Онтарио, Вермонт, Северная и Южная Каролина, Мичиган), где обычен (Schuster, 1980). Настоящая находка существенно расширяет представление о его ареале. Учитывая слабую изученность бриофлоры Сибири, можно предполагать наличие *Harpanthus drummondii* в других районах с соответствующими климатическими (микроклиматическими) и эколого-ценотическими условиями, в частности на лесных болотах и в долинах таежных рек центральной части Западно-Сибирской равнины, а также в гумидных условиях гор Кузнецкого Алатау и западных макросклонов Алтая. Исходя из жизненной стратегии вида в Америке, также можно предположить, что находка в Томской обл. находится на севере Евроазиатской части ареала. По-видимому, вид имеет неморальное североамериканско-южносибирское распространение.

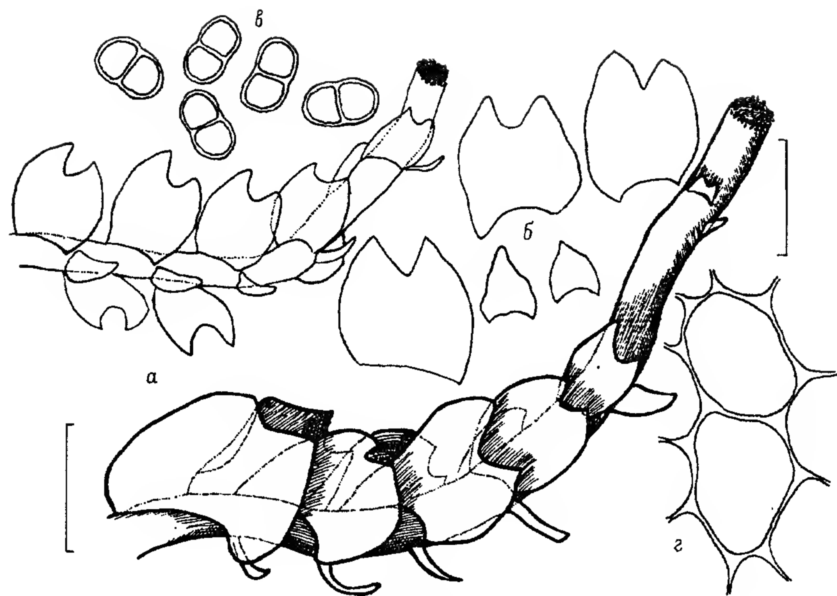
Отсутствие диагноза вида на русском языке или в доступных зарубежных изданиях побуждает дать описание, составленное главным образом на основе сибирского материала и частью на основе описания, даваемого R. M. Schuster (1980).

Растения мелкие, от 450 до 1000 мкм шир. и 6—15 мм дл., буровато-зеленоватые, иногда с примесью желтой окраски. Листья обычно плоские, почти горизонтально прикрепленные, с дорзальным краем, слабо загнутым на спинную сторону, симметричные или почти симметричные, широкоэллиптические до округлых и округло-яйцевидных, 300—400 мкм шир. и 300—450 мкм дл. Амфигастрии регулярные, хорошо заметные, отстоящие, 150—250 × 90—120 мкм. Стебель около 6—8 клеток выс., 70—90 мкм в диам. Клетки листа обычно, но не всегда (!), со слабо развитыми угловыми утолщениями, в средней части листа 20—28 × 24—30 мкм, по краю обычно более крупные — 25—30 (33) мкм. Масляные тельца обычно по 2—4 в клетке, округлые до веретеновидных, 4—6 × 5—9 мкм. Выводковые почки очень обычны на верхушках безлистных флагеллевидных побегов, бледно-зеленые или (иногда) красноватые, 2-клеточные, когда зрелые, эллипсоидальные, 8—12 × 15—20 мкм.

Двудомное. Андроцей на очень коротких, мелких брюшных интеркалярных ветвях или (реже) на основном побеге. Архегониальные веточки короткие, интеркалярные, обычно с двумя парами перихециальных листьев, из которых ближайшая к периантию почти изофильная. Перигиний слабо развитый, обычно не достигающий окончания перихециальных листьев. Периантий хорошо развитый, 1-слойный, ясно выступающий из перихеция, слабо складчатый с городчатым устьем. Коробочка эллипсоидальная, бурая, с 2-слойной стенкой. Элатеры слабо изогнутые, с тупыми концами, двуспиральные, около 2.4 мкм шир. Споры светло-бурые, тонко папиллозные, 8—8.5 мкм в диам. (см. рисунок).

Некоторую сложность представляет дифференциация вида от близкородственного *H. scutatus*, от которого он отличается более мелкими размерами растений, почти постоянно развитыми флагеллевидными побегами, несущими на концах бледно-зеленые выводковые почки, слабо развитыми до отсутствующих угловыми утолщениями в клеточной сети листа и слабо развитым перигинием, не выступающим за пределы перихеция. От *H. flotovianus* вид отличается значительно более мелкими размерами побегов, не превышающих 1.2 мм шир., отсутствием корового слоя в стебле, плоскими до вогнутых листьями с лопастями, направленными к верхушке, против чаще выпуклых листьев, срастающимися с листом амфигастриями, постоянно 2-клеточными выводковыми почками.

Экологические требования видов рода различны. *H. drummondii* является облигатным ксилофитом. Экологическая амплитуда *H. scutatus* значительно шире. Последний также встречается на гнилой древесине, однако он чаще произрастает также в тенистых влажных лесах в напочвенной моховой дернине, на кислых скальных



Harpanthus drummondii.

а — побеги, *б* — листья, *в* — выводковые почки, *г* — клеточная сеть. Масштабная линейка: *а, б* — 500 мкм (слева); *в, г* — 40 мкм (справа).

породах, по торфянистым берегам ручьев и в заболоченных лесах. *H. flotovianus* произрастает на влажных берегах медленно текущих рек и ручьев, нередко на олиготрофных болотах среди сфагнов. *H. scutatus* и *H. flotovianus* распространены значительно шире, чем *H. drummondii.* 1-й встречается преимущественно в неморальных флорах, заходя, однако, в южную тайгу и ограничен Европой, горами Южной Сибири, восточной частью Северной Америки и Японией; 2-й распространен по всей территории Гипоарктики и в горных районах Европы и Северной Америки.

Благодаря развитию флагеллевидных побегов и сходству в форме листа при беглом просмотре под лупой *Harpanthus drummondii* может быть спутан с *Leiocolea heterocolpos*, однако сходство это лишь поверхностное и даже в стерильном состоянии благодаря бесцветным (против бурых) выводковым почкам и безлистным флагеллевидным побегам (против хорошо облиственных и изофильных у *L. heterocolpos*) возможна точная идентификация.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА *HARPANTHUS*[2]

1. Растения мелкие, с побегами 0.4—1.2 мм шир. и 6—20 мм дл.; обычно мезофитные; стебель 5—10 клеток выс., на срезе без дифференциации тканей; листья плоские до слабо вогнутых и направленных к верхушке, доли острые до тупо заостренных; амфигастрии обычно сросшиеся с листом с одной стороны; зрелые выводковые почки всегда 2-клеточные . . . . 2.

— Растения более крупные, с побегами 2—3 мм шир. и 2—8 см дл., ярко выраженные гигрофиты. Стебель 10—12 клеток выс. с 1-слойной корой из мелких толстостенных клеток; листья плоские или чаще выпуклые; доли закругленные или очень слабо тупо заостренные; амфигастрии свободные; выводковые почки встречаются очень редко, 1- и 2-клеточные . . . . *H. flotovianus* (Nees) Nees.

2. Растения часто с прямостоячими флагеллевидными побегами, несущими на концах бледно-зеленые выводковые почки; андроцеи формируются как на коротких латеральных интеркалярных ветвях, так и на главной оси; перигиний короткий, не достигающий верхушек перихециальных листьев; периантий длиннее, чем перигиний . . . . *H. drummondii.*

— Растения без флагеллевидных побегов; выводковые почки развиваются на коротких вентральных интеркалярных ветвях, которые, как правило, являются антеридиальными; андроцеи не развиваются на главной оси; перигиний длинный, явственно выступающий за верхушки перихециальных листьев, периантий редуцированный, короткий . . . . *H. scutatus.*

---

[2] Построен частью на основе работы R. M. Schuster (1980).

Образец *Harpanthus drummondii* хранится в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE).

Благодарности

Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 00-04-48874).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Григор Г. Г. Общий физико-географический обзор Томской области и особенности ее южных районов // Вопросы географии Сибири. 1951. № 2. С. 157—175.

Игнатов М. С., Афонина О. М. Список мхов территории бывшего СССР // Арктоа. 1992. Т. 1. С. 1—85.

Константинова Н. А., Потемкин А. Д., Шляков Р. Н. Список печеночников территории бывшего СССР // Арктоа. 1992. Т. 1. С. 87—127.

Рагозин Л. А. Материалы к геоморфологическому районированию восточной половины Томской области и сопредельных территорий // Вопросы географии Сибири. 1951. № 2. С. 195—218.

Флора Сибири. Новосибирск, 1988—1996. Т. 1—11, 13.

Schuster R. M. The *Hepaticae* and *Anthocerotae* of North America. New York, 1980. Vol. 4. 1334 p.

Полярно-альпийский ботанический сад-институт
г. Кировск
v_bak@aprec.ru
НИИ биологии и биофизики
при Томском государственном университете
ed@ccos.tsu.ru
Томский государственный университет

Получено 17 V 2000

SUMMARY

Harpanthus drummondii (Tayl.) Grolle is recorded for the first time for Eurasia in Tomsk region. Morphological description of the species is presented. Distinctions form the allied species are discussed.

УДК 582.394 + 581.9 (571.63) Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 6

© С. В. Прокопенко

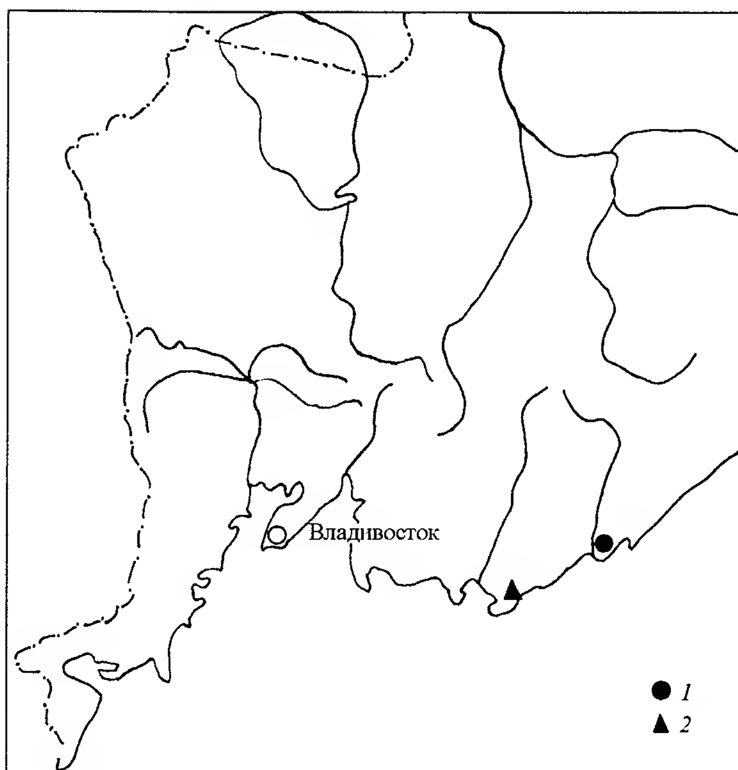
НОВАЯ НАХОДКА *DRYOPTERIS CHINENSIS* (*DRYOPTERIDACEAE*) В ПРИМОРСКОМ КРАЕ

S. V. PROKOPENKO. A NEW RECORD OF *DRYOPTERIS CHINENSIS* (*DRYOPTERIDACEAE*) IN THE PRIMORSKY REGION

Приведено описание нового местонахождения субтропического восточноазиатского вида *Dryopteris chinensis* на юге Приморского края.

Ключевые слова: новое местонахождение, *Dryopteris chinensis*, Приморский край.

Единственное в России местонахождение *Dryopteris chinensis* (Baker) Koidz. (*D. subtripinnata* (Miq.) O. Kuntze) в окрестностях с. Киевка Лазовского р-на было обнаружено О. Д. Форш (1964) летом 1962 г. До настоящего времени этот папоротник был известен только из этого местонахождения (Цвелёв, 1991). Новое местонахож-



Распространение *Dryopteris chinensis* в Приморском крае.
Местонахождения: *1* — известное, *2* — новое.

дение *D. chinensis* было обнаружено в октябре 1997 г. в Партизанском р-не Приморского края в 48 км к юго-западу от уже известного: «...окр. пос. Врангель, водораздел между бассейнами реки Глинки и бухты Спокойной, гора Памятник в 1.6 км от побережья Японского моря, высота около 200 м над ур. м., в трещинах скал с северо-восточной стороны, 28 X 1997, С. Прокопенко» (см. рисунок).

Выявленное новое местонахождение *D. chinensis* расположено в основании открытой скалистой вершины горы Памятник, где растения обитают в расщелинах скалистых склонов северо-восточной экспозиции. К скалам снизу подходит сухое дубовое криволесье. Высота древостоя 3—4 м, диаметр стволов 6—8 см. В подлеске доминируют *Lespedeza bicolor* Turcz. и *Rhododendron mucronulatum* Turcz., отмечены *Corylus mandshurica* Maxim. ex Rupr., *C. heterophylla* Turcz. ex Bess., а также поросль *Tilia amurensis* Rupr., *Populus tremula* L. и *Salix caprea* L. Травяной покров сложен лесными (*Melampyrum setaceum* (Maxim. ex Palib.) Nakai, *Artemisia keiskeana* Miq., *Atractylodes ovata* (Thunb.) DC., *Artemisia stolonifera* (Maxim.) Kom., *Carex siderosticta* Hance, *Doellingeria scabra* (Thunb.) Nees, *Galium platygalium* (Maxim.) Pobed., *Potentilla fragarioides* L., *Hieracium umbellatum* L., *Artemisia saitoana* Kitam., *Angelica maximowiczii* (Fr. Schmidt) Benth. ex Maxim., *Calamagrostis brachytricha* Steud., *Solidago pacifica* Juz., *Pseudostellaria rigida* (Kom.) Pax, *Lilium cernuum* Kom., *Sedum aizoon* L., *Aquilegia parviflora* Ledeb.), ксерофитно-степными (*Carex nanella* Ohwi, *Festuca ovina* L., *Spodiopogon sibiricus* Trin., *Patrinia scabiosifolia* Fisch. ex Link, *Kitagawia terebinthacea* (Fisch. ex Spreng.) M. Pimen., *Leibnitzia anandria* (L.) Turcz., *Dianthus chinensis* L., *Melandrium firmum* (Siebold et Zucc.) Rohrb., *Iris uniflora* Pall., *Allium spirale* Willd. ex Schlecht.) и монтанными видами (*Carex tenuiformis* Lévl. et

Vaniot, *Pedicularis mandshurica* Maxim., *Aconogonon jurii* (A. Skvorts.) Holub.). На скалистой вершине встречаются деревца *Pinus korajensis* Siebold et Zucc. и отдельные кусты *Rhododendron mucronulatum*. Один раз встречен *Juniperus rigida* Siebold et Zucc.

В трещинах скал совместно с щитовником китайским отмечены обычные лесные виды трав (*Artemisia keiskeana*, *Carex siderosticta*, *Asarum sieboldii* Miq., *Calamagrostis brachytricha*, *Melampyrum setaceum*) и скально-лесные папоротники (*Athyrium yokoscense* (Franch. et Savat.) Christ., *Pleopeltis ussuriensis* Regel et Maack, *Protowoodsia manchuriensis* (Hook) Ching, *Dennstaedtia hirsuta* (Sw.) Mett.), а также ксерофитно-степные (*Patrinia scabiosifolia*, *Kitagawia terebinthacea*, *Potentilla rugulosa* Kitag., *Festuca ovina*, *Carex nanella*, *Leibnitzia anandria*, *Spodiopogon sibiricus*, *Iris uniflora*, *Platycodon grandiflorus* (Jacq.) A. DC.) и монтанные виды (*Selaginella rupestris* (L.) Spring., *Woodsia subcordata* Turcz., *Carex tenuiformis*), встречающиеся в растительном покрове горы Памятник ксерофитные, таежные (*Oxalis acetosella* L., *Vaccinium vitis-idaea* L.) и даже гольцово-монтанные (*Carex tenuiformis*, *Scorzonera radiata* Fisch. et Ledeb.) элементы флоры, наряду с теплоумеренным *Dryopteris chinensis* отражают различные этапы формирования современного растительного покрова Южного Сихотэ-Алиня.

Щитовник китайский, очевидно, принадлежит к эколого-ценотической группе скально-лесных растений. Он занимает всего 4 узкие вертикальные расщелины, где его особи тесно сближены (так что трудно подсчитать их количество). Осмотр сходных местообитаний на горе Памятник не дал положительного результата. Численность популяции *Dryopteris chinensis* крайне низкая, а проективное покрытие скал ваями папоротника составляет около 0.5 м^2. У *Dryopteris chinensis* отмечено хорошее спороношение. Были также обнаружены небольшие особи, вероятно спорового размножения. В конце октября часть стерильных вай еще имела зеленую окраску, но бо́льшая часть вай к этому времени уже пожелтела и скрутилась. Прохождение в непосредственной близости туристической тропы вызывает определенные опасения за судьбу выявленной популяции *Dryopteris chinensis*.

Dryopteris chinensis относится к наиболее редким видам флоры Приморского края, занесенным в региональную сводку по редким растениям российского Дальнего Востока (Харкевич, Качура, 1981), и, по-видимому, принадлежит к группе теплоумеренных реликтов голоценового оптимума. Новое местонахождение *Dryopteris chinensis* подтверждает локализацию этого вида, распространенного в умеренно теплых и субтропических областях Восточной Азии (Ohwi, 1965; Kitagawa, 1979; Flora..., 1995), на юго-восточном побережье Приморья, к северу от м. Поворотного. Наблюдающаяся на территории Южного Приморья (побережье залива Петра Великого) дизъюнкция в распространении *Dryopteris chinensis* в целом не свойственна для теплоумеренных восточноазиатских видов, имеющих северную границу ареала на юге Приморья. Для таких видов более характерно распространение вдоль морских побережий залива Петра Великого (Кожевников, Кожевникова, Коркишко, 2000).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Кожевников А. Е., Кожевникова З. В., Коркишко Р. И. Голубиный утес как рефугиум западнопацифических теплоумеренных реликтовых элементов флоры на юге российского Дальнего Востока // Растения муссонного климата. Тез. II Междунар. конф. Владивосток, 2000. С. 91—92.

Форш О. Д. Новый для флоры СССР вид папоротника // Бот. журн. 1964. Т. 49. № 5. С. 744.

Харкевич С. С., Качура Н. Н. Редкие виды растений советского Дальнего Востока и их охрана. М., 1981. 232 с.

Цвелёв Н. Н. Отдел Папоротниковидные — *Polypodiophyta* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1991. Т. 5. С. 14—93.

Flora of Japan. Kodansha, 1995. Vol. 1. 302 p.

Kitagawa M. Neo-Lineamenta Florae Manshuricae. Vaduz, 1979. 715 p.

Ohwi J. Flora of Japan. Washington, 1965. 1081 p.

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
Владивосток

Получено 9 XII 2000

SUMMARY

The second location of a subtropical East Asian species *Dryopteris chinensis* in the South of Primorsky region is recorded.

УДК 581.9 Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 6

© Г. Ю. Конечная, Н. Н. Цвелёв

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ В СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ РОССИИ

G. Ju. KONECHNAYA, N. N. TZVELEV. THE FLORISTIC RECORDS IN NORTH-WEST RUSSIA

Как новые флористические находки в Северо-Западной России приводятся 23 вида сосудистых растений. Впервые для Северо-Западной России приводятся *Festuca rupicola*, *Otites cuneifolia*, *Ceratophyllum submersum*, *Pulsatilla teklae*, *Potentilla arenaria*, *P. longipes*, *P. thyrsiflora*; для Псковской обл. — *Koeleria cristata*, *Eremogone longifolia*, *Elisanthe noctiflora*, *Papaver dubium*, *Erysimum canescens*, *Lamium confertum* и *Echinops sphaerocephalus*; для Ленинградской обл. — *Koeleria pyramidata*. Для нескольких редких на Северо-Западе России видов указываются новые местонахождения.

Ключевые слова: флористические находки, Северо-Западная Россия.

В недавно вышедшем «Определителе сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области)» (Цвелёв, 2000) был подведен итог флористическим исследованиям этого региона за период после выхода «Определителя высших растений Северо-Запада европейской части РСФСР» (Миняев и др., 1981). Однако летом 2000 г. авторами настоящей статьи сделаны новые флористические находки, главным образом в Псковской обл., которые приводятся нами ниже. Синонимика и литературные цитаты к видам даются лишь в самых необходимых случаях. Если находки принадлежат обоим авторам, то их фамилии при цитируемых образцах не указываются.

1. *Equisetum variegatum* Schleich. ex Web. et Mohr. — Ленинградская обл., Карельский перешеек, 2 км на ССЗ от ж.-д. ст. Кузнечное, берег оз. Ровенское, 5 VI 2000, О. Лисицына.

На Карельском перешейке этот вид не был известен, ближайшие известные его местонахождения находятся в Карелии, а в Ленинградской обл. — на Ижорской возвышенности.

2. *Koeleria cristata* (L.) Pers. — Псковская обл., Себежский р-н, окр. д. Кузнецовка, в 6 км к сев.-вост. от Себежа, остепненный луг вдоль ж.-д. путей, 11 VI 2000, № 163 и 168.

Очень характерный для степей вид, ранее (Цвелёв, 2000 : 246) приводившийся лишь для известняковых карьеров Ленинградской (окр. ст. Елизаветино и д. Донцо) и Новгородской (у ст. Передольская) обл. Однако найденные в этих местонахождениях особи имеют немного более крупные, чем у типичной *K. cristata*, колоски и нижние цветковые чешуи, а также коротко опушенные под самой метелкой стебли и довольно широкие, почти голые листья. Вероятно, они заслуживают описания в качестве самостоятельного, по-видимому, гибридогенного вида, промежуточного между *K. cristata* и *K. polonica* Domin. Собранные нами в Псковской обл. образцы вполне сходны с типичной степной *K. cristata* s. str., фактически впервые найденной в Северо-Западной России. Сюда этот вид, несомненно, был занесен из значительно более южных районов.

3. *K. delavignei* Czern. ex Domin. — Псковская обл., Себежский р-н, западная окраина пос. Идрица, склон ж.-д. насыпи, 10 VI 2000, № 135; там же, окр. д. Кузне-

цовка, в 6 км к сев.-вост. от Себежа, остепненный луг вдоль ж.-д. путей, 11 VI 2000. № 162.

Луговостепной вид, ближайшие естественные местонахождения которого находятся на юге Белоруссии и в бассейне р. Оки, хотя в качестве заносного растения он уже был найден в Ленинградской обл. на о. Сескар и близ ст. Ладожское Озеро (Цвелёв, 2000 : 246).

4. *K. pyramidata* (Lam.) Beauv. — Ленинградская обл., Кировский р-н, у ж.-д. ст. Стар. Малукса, песчаная поляна с редкими соснами восточнее станции, 1 VII 2000, № 269, Н. Цвелёв; Псковская обл., 10 км южнее Пскова, левый берег р. Великой близ д. Бабаево, остепненный луг на известняке, 16 VI 1999, Г. Конечная.

В Северо-Западной России этот среднеевропейский вид собирался в Псковской обл. в нескольких пунктах в бассейне р. Великой, где он, возможно, является аборигенным, и в Новгородской обл. у ж.-д. ст. Оксочи и Крестцы в качестве заносного растения (Цвелёв, 2000 : 246). В Ленинградской обл. он также является заносным, хотя натурализовался, образовав небольшую (около 30 дерновин) популяцию.

5. *Festuca rupicola* Heuff. — Псковская обл., Себежский р-н, окр. д. Кузнецовка, в 6 км к сев.-вост. от Себежа, остепненный луг вдоль ж.-д. путей, 5 VII 2000, № 313.

Степной вид. Впервые найден в Северо-Западной России, а его ближайшие местонахождения находятся в лесостепных областях Европейской России. Обнаружены 3 дерновины на оригинальном остепненном лугу у д. Кузнецовка, фактически представляющем собой настоящую типчаковую степь с доминированием *Festuca pseudovina* Hack. ex Wiesb. и с такими степными видами, как *Koeleria cristata*, *Bromopsis riparia* (Rehm.) Holub, *Carex praecox* Schreb., *Thymus marschallianus* Willd., *Veronica prostrata* L., *Eremogone longifolia* (Bieb.) Fenzl и др. По-видимому, сложившийся здесь степной фитоценоз является результатом многократных заносов степных растений, для которых условия обитания оказались вполне благоприятными. Из-за значительной сухости этого участка степные виды смогли выдержать конкуренцию с аборигенными луговыми видами.

6. *Persicaria foliosa* (Lindb. f.) Kitag. — Окр. С.-Петербурга, берег Финского залива южнее пос. Лисий Нос на Карельском перешейке, 12 VII 2000, № 392, Н. Цвелёв.

Основной ареал вида находится в Восточной Азии, откуда он, встречаясь очень спорадически, доходит на западе до Норвегии (Flora Nordica, 2000 : 218). Он был пропущен в «Определителе высших растений Северо-Запада РСФСР» (1981), хотя еще автор вида указывал его для окр. Выборга и Сестрорецка, а в Гербарии Хельсинки имеются его сборы разных лет с побережья залива Лахти на о. Твердыш близ Выборга. Неоднократные попытки найти вид в последнем местонахождении были безрезультатными. До последнего времени в гербариях С.-Петербурга не было ни одного образца этого редкого вида из Ленинградской обл. Близ пос. Лисий Нос он растет в изобилии на болотистом побережье и на мелководье Финского залива. Вполне возможно, что этот вид, как и некоторые другие однолетники, развивается не каждый год. От относительно близкого вида *P. minor* (Huds.) Opiz он легко отличается более многочисленными широколинейными (а не узкоэллиптическими) стеблевыми листьями, менее обособленным соцветием и более короткими ресничками по краю раструбов.

7. *Eremogone longifolia* (Bieb.) Fenzl. — Псковская обл., Себежский р-н, окр. д. Кузнецовка, в 6 км к сев.-вост. от Себежа, остепненный луг вдоль ж.-д. путей, 11 VI 2000, № 177.

Степной вид. Найдено примерно 10 крупных особей на упомянутом выше остепненном лугу в д. Кузнецовка. По-видимому, здесь является заносным. В Северо-За-

падной России известно еще 2 местонахождения (Цвелёв, 2000 : 314) — в Ленинградской обл. у ж.-д. ст. Гатчина-Товарная и в Новгородской обл. у ж.-д. ст. Оксочи. Отметим, что в борах юго-запада Псковской обл. в Себежском национальном парке встречаются еще два вида этого рода: *E. procera* (Spreng.) Reichenb. и более редкий, близкий к нему вид *E. micradenia* (P. Smirn.) Ikonn. с более крупными, но менее многочисленными в соцветии цветками.

8. *Elisanthe noctiflora* (L.) Rupr. — Псковская обл., г. Себеж, сорное на газоне, 9 VII 2000, № 383, Н. Цвелёв.

Более южный, но занесенный во многие другие районы вид, впервые отмеченный в Псковской обл.

9. *Otites cuneifolia* Raf., 1840, Auticon Bot. : 25; Девятов, 1987, Нов. сист. высш. раст. 24 : 91. — *Silene otites* (L.) Wibel, 1799, Prim. Fl. Worth. : 241. — Псковская обл., 10 км к юго-зап. от Себежа, сосновый лес на холмах западнее д. Стеймаки, 6 VII 2000, № 328; там же, 10 км к ЗЮЗ от Себежа, 6 км к СВ от д. Дедино, опушка бора у дороги, 7 VII 2000, № 368.

В России этот среднеевропейский вид приводился лишь для Калининградской обл. (Конспект..., 1995 : 58), а в Восточной Европе известен, кроме того, в республиках Прибалтики и на Западной Украине. В Латвии он встречается довольно близко к границе с Псковской обл., так что находка его здесь вполне закономерна. Для Белоруссии этот вид не приводился (Определитель..., 1999), однако в Гербарии Ботанического ин-та РАН (LE) имеются 2 образца из этой республики: «Брест-Литовск, 10 VI 1893, С. Коржинский» и «Гродненская обл., левый берег р. Вилии в 9 км к северу от Сморгони, 18 VI 1962, Н. Козловская». *O. cuneifolia* очень близок к более восточному по ареалу виду *O. borysthenica* (Grun.) Klok., отличаясь от него голыми чашечками, цветоножками и верхней частью стебля.

10. *Ceratophyllum submersum* L. — Ленинградская обл., Ломоносовский р-н, пос. Бронка, пруды за фермой, 23 X 1999, И. Савинич; там же, 2.5 км к юго-зап. от ж.-д. ст. Бронка, у д. Нижняя Бронка, пруд у опушки леса, 22 IX 2000, № 520, Н. Цвелёв.

Новый для Северо-Западной России вид *C. submersum* растет здесь в изобилии в довольно большом пруду, выкопанном для разведения рыбы. Кроме *C. submersum* в пруду обитают лишь немногие высшие водные растения: *Elodea canadensis* Michx., *Potamogeton natans* L., *Lemna minor* L. и *L. trisulca* L. В отличие от *C. demersum* L., лишь изредка образующего одиночные плоды, *C. submersum* обильно плодоносит. Вероятнее всего, его могли занести в пруд водоплавающие птицы. Ближайшие несомненные местонахождения *C. submersum* находятся в южной Швеции и Орловской обл. (Еленевский, Радыгина, 1997 : 78). Другие указания для более близких районов очень сомнительны, так как за *C. submersum* часто принимаются слабые или теневые побеги *C. demersum*. Так во «Флоре Прибалтийских республик» (1993 : 267) этот вид приводится по литературным данным «преимущественно в мелководной зоне побережья Балтийского моря и его заливов, устьях рек», «обычно с *C. demersum*», причем «плодоносит он очень редко». Между тем *C. submersum* на мелководьях морских побережий не встречается, совместно с *C. demersum* не растет и в отличие от последнего всегда обильно плодоносит. Однако присутствие *C. submersum* на юге Литвы, где встречаются многие редкие водные растения, все же вполне вероятно.

11. *Pulsatilla teklae* Zamèls, 1925, Compt. Rend. Séanc. Soc. Biol. (Paris) 92 : 880; Миняев, в Опред. высш. раст. сев.-зап. европ. части РСФСР : 173. — *P. patens* (L.) Mill. subsp. *teclae* (Zamels) Zamels, 1926, Acta Horti Bot. Univ. Latv. 1 (2) : 87; Tutin, 1964, in Fl. Europ. 1 : 221. — Псковская обл., Себежский р-н, в 10—12 км к ЮЗ от Себежа, сосновый лес западнее д. Стеймаки, 6 VII 2000, № 320; там же, 10 км к ЗЮЗ от Себежа, 6 км к СВ от д. Дедино, песчаная поляна в бору у дороги, 7 VII 2000, № 345.

Этот вид приводился Н. А. Миняевым в «Определителе...» (1981) для Ленинградской и Псковской обл. в бассейнах рек Луги и Плюссы, однако определенные им экземпляры оказались стерильными гибридами *P. patens* (L.) Mill. × *P. pratensis* (L.) Mill. (= *P. wolfgangiana* (Bess.) Juz.), нередко встречающимися в местах совместного обитания этих видов и внешне похожими на *P. teklae*. Поэтому *P. teklae* не была включена в «Определитель...» (Цвелёв, 2000). Типичные образцы *P. teklae* в отличие от этого гибрида вполне фертильны и довольно постоянны по форме листьев (они пальчато рассечены на очень узкие дольки, из которых средняя на коротком черешочке) и встречаются в борах Латвии и в близлежащих районах Литвы, а, вероятно, также Белоруссии, в местах, где отсутствует *P. pratensis*. Нами этот вид обнаружен в изобилии в Себежском р-не Псковской обл. близ границы с Латвией, также при отсутствии *P. pratensis*, но вместе с такими, также заходящими из Латвии боровыми видами, как *Otites cuneifolia* и *Potentilla arenaria*. Несмотря на внешнее сходство *P. teklae* с упомянутым выше гибридом, этот вид не имеет ничего общего с *P. pratensis*. По предположению Н. Н. Цвелёва (в задержавшемся с выходом в свет 10 томе «Флоры Восточной Европы»), другим его предком, кроме *P. patens*, является желтоцветковый ксерофильный вид этого же родства — *P. angustifolia* Turcz., распространенный преимущественно в Восточной Сибири, откуда он и описан. Вполне вероятно, что этот вид вместе с рядом других боровых и лесостепных видов после последнего плейстоценового оледенения продвинулся далеко на запад до побережья Балтийского моря, но позднее его популяции были в основном «поглощены» в результате гибридизации с продвигавшимся из Европы на восток *P. patens*. Результатом такой интрогрессивной гибридизации были виды *P. multifida* (Pritz.) Juz. с лиловыми цветками и *P. flavescens* (Zucc.) Juz. с желтыми цветками, а на крайнем западе бывшего ареала *P. angustifolia* сформировался довольно устойчивый по своим признакам гибридогенный вид *P. teklae*, отличающийся от близкого к нему вида *P. multifida* еще более узкими дольками листьев. О продвижении *P. angustifolia* далеко на запад свидетельствуют его немногие реликтовые местонахождения не только в Западной Сибири, но и в Восточной Европе («Окр. Царевококшайска, между Студеным Ключом и Бабьими болотами, в борах, 26 VIII 1884, С. Коржинский», «Бузулукский бор Оренбургской области, 27 V 1904, В. Сукачев» — LE).

12. *Papaver dubium* L. — Псковская обл., Себежский р-н, 4 км на восток от Себежа, залежь севернее д. Горбуны, 16 VI 2000, Г. Конечная.

Преимущественно сорный вид, найденный впервые в Псковской обл. Ранее он был известен из Ленинградской обл. (Цвелёв, 2000 : 308) и в более южных районах Восточной Европы.

13. *Erysimum canescens* Roth. — Псковская обл., Себежский р-н, западная окраина пос. Идрица, песчаный склон у железной дороги севернее оз. Идрия, 10 VI 2000, № 130.

Лесостепной вид, впервые найденный в Псковской обл. в качестве заносного растения. Ранее он был собран Н. Н. Цвелёвым и Д. И. Третьяковым также у железной дороги в С.-Петербурге и Сестрорецке.

14. *Arabis sagittata* (Bertol.) DC. (= *A. hirsuta* auct.). — Псковская обл., Себежский р-н, д. Мальково, карьер, на сухой карбонатной почве, 9 VII 1999, Г. Конечная; там же, 6 км на юго-зап. от д. Глембочино, уроч. Поддубники, на песчаной почве, 18 IX 2000, Г. Конечная.

Довольно редкий в Северо-Западной России вид, распространенный здесь главным образом на Ижорской возвышенности в Ленинградской обл. и на выходах известняка в окр. Пскова и Изборска в Псковской обл. Найден впервые в южных районах Псковской обл.

15. *Potentilla arenaria* Baumg. — Псковская обл., Себежский р-н, окр. д. Кузнецовка, в 6 км к сев.-вост. от Себежа, остепненный луг вдоль ж.-д. путей, 8 VII 1999,

Г. Конечная; там же, 11 VI 2000, № 174; там же, в 10—12 км к ЗЮЗ от Себежа, 6 км к СВ от д. Дедино, опушка соснового леса у дороги, 7 VII 2000, № 344 и 365.

Небольшой клон этого более южного борового вида был найден впервые в Северо-Западной России на остепненном лугу у д. Кузнецовка (Конечная, 1999), где он явно имеет заносное происхождение. Однако летом 2000 г. *P. arenaria* обнаружена нами в изобилии еще в 2 местонахождениях в борах близ границы Псковской обл. с Латвией, где этот вид, несомненно, является аборигенным растением. В Латвии он довольно обычен (Флора..., 1996) и известен также из близлежащих районов Белоруссии.

16. *P. longipes* Ledeb. — Псковская обл., Себежский р-н, вост. окраина пос. Идрица, у ж.-д. полотна, 10 VI 2000, № 120; там же, окр. д. Кузнецовка, в 6 км к сев.-вост. от Себежа, остепненный луг вдоль ж.-д. путей, 11 VI 2000, № 175.

Лесостепной вид, впервые найденный нами в Северо-Западной России в качестве заносного растения. Ближайшие естественные места произрастания находятся в Липецкой и Тамбовской обл. В первом из обнаруженных местонахождений найдено 4 особи, во втором — 2, однако вид, по-видимому, способен расселяться и дальше.

17. *P. thyrsiflora* Huels. ex Zimm. — Псковская обл., Себежский р-н, окр. д. Кузнецовка, в 6 км к сев.-вост. от Себежа, остепненный луг вдоль ж.-д. путей, 11 VI 2000, № 153 и 165.

Более южный и западный по своему основному ареалу вид был приведен Е. В. Сергиевской в «Определителе...» (1981 : 216) для окр. Пскова, где он указывался В. Д. Андреевым. В гербариях С.-Петербурга достоверных его экземпляров из Северо-Западной России не было, поэтому он не включен в «Определитель...» (Цвелёв, 2000). Теперь он найден в большом количестве на остепненном лугу у д. Кузнецовка как заносное, но вполне натурализовавшееся растение. Ближайшие его местонахождения находятся в Латвии и Литве. *P. thyrsiflora* принадлежит к очень запутанной группе гибридогенных видов, происходящих от гибридизации *P. argentea* L. s.l. с *P. heptaphylla* L., *P. thuringiaca* Bernh. ex Link s.l. (включая *P. goldbachii* Rupr.) и *P. tabernaemontani* Aschers. и иногда объединяемых под названием *P. collina* Wib. Вся эта группа нуждается в более глубоких исследованиях.

18. *Lathyrus pisiformis* L. — Псковская обл., Себежский р-н, окр. д. Кузнецовка, в 6 км к сев.-вост. от Себежа, остепненный луг вдоль ж.-д. путей, 11 VI 2000.

Очень редкий в Северо-Западной России вид, известный из немногих местонахождений в Ленинградской и из 2 более северных местонахождений в Псковской обл.

19. *Epilobium obscurum* Schreb. — Псковская обл., Себежский р-н, 10 км к ЗЮЗ от Себежа, 6 км к сев.-вост. от д. Дедино, берег ручья в лесу, 7 VII 2000, № 358.

Очень редкий и спорадически распространенный в Северо-Западной России вид, в Псковской обл. отмечавшийся только из р-на Чудского озера (Цвелёв, 2000 : 465). По данным финских ботаников, еще в начале XX в. был довольно широко распространен на Карельском перешейке, но в настоящее время все попытки найти его в известных ранее пунктах были неудачными. Не был найден он и в окр. д. Батово в Гатчинском р-не, откуда также есть гербарные сборы начала XX в. Возможно, этот вид вытесняется интенсивно распространяющимися американскими видами из родства *E. adenocaulon* Hausskn.

20. *Lamium confertum* Fries (= *L. molucellifolium* auct., non Fries). — Псковская обл., Себежский р-н, в 10—12 км к юго-зап. от Себежа, д. Стеймаки, сорное на огороде, 6 VII 2000, № 333.

Сорный вид, впервые найденный в Псковской обл. На Северо-Западе России ранее отмечался в Ленинградской и Новгородской обл.

21. *Veronica persica* Poir. — Псковская обл., Себежский р-н, д. Осыно, сорное на поле, 14 V 2000, Г. Конечная.

Сорный вид, ранее известный в Северо-Западной России из Ленинградской и северных районов Псковской обл. (Цвелёв, 2000 : 557).

22. *Echinops sphaerocephalus* L. — Псковская обл., Себежский р-н, 14 км на юго-вост. от Себежа, окр. д. Сутоки, западный луговой склон холма к шоссе, 5 VII 2000, № 314.

Более южный вид, впервые найденный в Псковской обл. Ранее был известен как заносное или одичавшее растение в пос. Кузнечное Ленинградской обл. и в С.-Петербурге (Цвелёв, 2000 : 620), однако в новом местонахождении он производит впечатление аборигенного вида. Спорадически распространен в Белоруссии (Определитель..., 1999 : 303). Нами обнаружено около 10 особей, часть которых представлена розетками листьев.

23. *Taraxacum tenuilobum* (Dahlst.) Dahlst. — Псковская обл., Себежский р-н, песчаный пляж у северного берега оз. Идрия близ пос. Идрица, 10 VI 2000, № 123.

Редкий вид из секции *Erythrosperma* (Lindb. f.) Dahlst. В Псковской обл. был известен только из окр. Изборска.

Благодарности

Работы выполнены при финансовой поддержке программы «Интеграция-2000», тема № С0183/2000 и гранта Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 00-15-97817).

Выражаем благодарность И. Б. Савинич за указание местонахождения *Ceratophyllum submersum*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Еленевский А. Г., Радыгина В. И. Определитель сосудистых растений Орловской области. Орел, 1997. 202 с.

Конечная Г. Ю. Находки новых для Псковской области видов высших растений в национальном парке «Себежский» // Проблемы экологии и региональной политики Северо-Запада России и сопредельных территорий. Матер. Междунар. общественно-научной конф. Псков, 1999. 82 с.

Конспект сосудистых растений Калининградской области / Под ред. В. П. Дедкова. Калининград, 1999. 107 с.

Определитель высших растений Беларуси / Под ред. В. И. Парфенова. Минск, 1999. 472 с.

Определитель высших растений Северо-Запада европейской части РСФСР / Под ред. Н. А. Миняева. Л., 1981. 376 с.

Флора Балтийских республик / Под ред. В. Кууск и др. Тарту, 1996. Т. 2. 372 с.

Флора Балтийских республик / Под ред. Л. Лаасимер и др. Тарту, 1993. Т. 1. 363 с.

Цвелёв Н. Н. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб., 2000. 782 с.

Flora Nordica / B. Jonsell (edit.-in-chief). Stockholm, 2000. Vol. 1. 346 p.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 17 I 2001

SUMMARY

An interesting floristic records of the 23 vascular plant species in North-West Russia is reported. Among them *Festuca rupicola* Heuff., *Otites cuneifolia* Raf., *Ceratophyllum submersum* L., *Pulsatilla*

teklae Zamels, *Potentilla arenaria* Borkh., *P. longipes* Ledeb., *P. thyrsiflora* Huels. ex Zimm. are new to NW Russia, *Koeleria cristata* (L.) Pers., *Eremogone longifolia* (Bieb.) Fenzl, *Elisanthe noctiflora* (L.) Rupr., *Papaver dubium* L., *Erysimum canescens* Roth, *Lamium confertum* Fries and *Echinops sphaerocephalus* L. — new to Pskov region, *Koeleria pyramidata* (Lam.) Beauv. — new to Leningrad region.

УДК 582.394 Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 6

© Т. Г. Талыбов

О НОВОМ СЕМЕЙСТВЕ *ADIANTACEAE* ДЛЯ ФЛОРЫ НАХИЧЕВАНСКОЙ АР (АЗЕРБАЙДЖАН)

T. G. TALYBOV. ON A NEW FAMILY *ADIANTACEAE* FOR NACHICHEVAN FLORA (AZERBAIJAN)

Приведены данные о находке сем. *Adiantaceae* нового для флоры Нахичеванской АР Азербайджанской Республики.

Ключевые слова: *Adiantaceae*, Нахичеванская АР.

Территория Нахичеванской АР (5.5 тыс. км²), входящей в состав Азербайджанской Республики, орографически представляет собой «котловину», окруженную высокими (600—3906 м над ур. м.) горами. Поэтому сюда почти не проникают влажные воздушные массы с Черного и Каспийского морей, что и является одной из причин сухого и резко континентального климата, влияние которого сказывается всюду.

Богатая флора Нахичеванской АР насчитывает более 2500 видов сосудистых растений (Ибрагимов и др., 1989). Однако до сих пор весь список флоры окончательно никем не составлен. Анализируя все исследовательские работы (Гроссгейм, 1939, 1949; Тахтаджян, 1966) и наши многолетние экспедиционные материалы, хранимые в Гербарии кафедры ботаники Нахичеванского государственного университета им. Ю. Г. Мамедалиева, а также материалы Гербария Нахичеванского регионального научного центра мною и А. Ш. Ибрагимовым был составлен спектр флоры региона. Оказалось, что на территории Нахичеванской АР произрастают 2646 видов растений, относящихся к 766 родам и 132 семействам.

Адиантум венерин-волос (*Adiantum capillus-veneris* L.) обнаружен в Ордубадском р-не в окр. с. Кетам на прибрежье р. Аракс в суффизионной пещере 17 IV 1999 г. Это самая нижняя часть (600 м над ур. м.) территории Нахичеванской АР. 18 IV 1999 г. в Кетамском ущелье, у подножия г. Дамир в карстовой пещере обнаружен густой Adiandetum, рядом с *Urtica dioica* L., *Polygonum hydropiper* L., *Nasturtium officinale* R. Br., *Mentha longifolia* L., *Veronica anagallis-aquatica* L. и др.

Адиантум венерин-волос является единственным видом рода *Adiantum* L., а также семейства *Adiantaceae* (C. Presl.) Ching., распространенным на Кавказе (Гроссгейм, 1939, 1949; Тахтаджян, 1966; Черепанов, 1981) и в Азербайджане (Прилипко, 1939; Флора..., 1950). Исследователем Кавказских папоротниковидных (*Polypodiophyta*) А. М. Аскеровым (1984) и другими ботаниками адиантум венерин-волос во флоре Нахичеванской АР не указывается. Таким образом, *Adiantum capillus-veneris* L., род *Adiantum* L. и семейство *Adiantaceae* (C. Presl.) Ching. являются новыми и для флоры Нахичеванской АР.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аскеров А. М. Папоротники Кавказа. Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Баку, 1984. 49 с.
Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. Баку, 1939. Т. I. 34 с.
Гроссгейм А. А. Определитель растений Кавказа. М., 1949. 747 с.

Ибрагимов А. Ш., Амиров Г. А., Нуриев Д. Г. О новых флористических находках в Нахичеванской АССР // Докл. АН Азерб. ССР. 1989. Т. 46. С. 54—56.
Прилипко Л. И. Растительные отношения в Нахичеванской АССР. Баку, 1939. 198 с.
Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений. М.; Л., 1966. 610 с.
Флора Азербайджана. Баку, 1950. Т. I. С. 38—39.
Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 509 с.

Нахичеванский государственный университет
им. Ю. Г. Мамедалиева

Получено 25 IV 2000

SUMMARY

The data on a record of *Adiantaceae* family, new for Nachichevan flora (Azerbaijan Republic) are presented.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 (47 + 57):58

ВИКТОР СЕМЕНОВИЧ ИПАТОВ
(к 70-летию со дня рождения)

V. I. VASILEVICH, L. A. KIRIKOVA. TO THE 70[th] ANNIVERSARY: VIKTOR SEMIONOVITCH IPATOV

Виктору Семеновичу Ипатову — видному ученому, педагогу, организатору науки исполнилось 70 лет. Он родился в Ленинграде 30 октября 1930 г. В самом начале войны в госпитале скончался его отец, мать с детьми была эвакуирована из блокадного города в Ярославскую обл. Здесь в колхозе началась трудовая деятельность подростка. В. С. довелось выполнять самую разную работу, вплоть до бригадирской. В это же время, по его словам, местный агроном пробудил в нем интерес к жизни растений.



После возвращения в Ленинград и окончания школы В. С. поступил на биолого-почвенный факультет Ленинградского университета, с которым он связан уже более 50 лет. Своей специальностью В. С. выбрал геоботанику. По окончании университета в 1954 г. он был оставлен в аспирантуре. В течение ряда лет В. С. совмещал учебу в аспирантуре с работой сначала председателем одного из колхозов Подпорожского р-на Ленинградской обл., куда в составе отряда «тридцатитысячников», как их тогда называли, был направлен для подъема сельского хозяйства (1955—1957), а затем — директором учлесхоза «Лес на Воркле» (1958—1960).

В 1960 г. В. С. защитил кандидатскую диссертацию по теме «Осиновые леса Ленинградского экономического района» (административно-хозяйственное деление того времени). Научным руководителем работы был А. А. Ниценко, с которым В. С. кроме научных интересов связывали теплые дружеские отношения. В этом же году началась работа в Биологическом научно-исследовательском институте (БиНИИ) Ленинградского университета сначала в должности младшего, затем старшего научного сотрудника и, наконец, заведующего Лабораторией геоботаники, которой он руководит и в настоящее время. В 1972 г. В. С. защитил докторскую диссертацию, посвященную исследованию структуры растительных сообществ, в 1974 г. ему присвоено звание профессора.

В 60-е годы в нашей стране начала бурно развиваться математическая геоботаника. Одним из первых в этом направлении стал активно работать В. С. Им был разработан ряд интересных методов количественного анализа структуры растительности. Анализируя кривые распределения деревьев по диаметру, он путем тщательной и математически корректной обработки выявил деформации на этих кривых (дополнительные пики) и показал, что они возникают в результате внутривидовой конкуренции, приводящей к расчленению первоначально однородной совокупности деревьев на 3 части: господствующие, индифферентные и угнетенные. Позднее к подобным выводам пришли некоторые зарубежные исследователи, но метода выявления деформаций на эмпирических кривых ими предложено не было.

Под влиянием своего учителя, А. А. Ниценко, В. С. с самого начала своей научной деятельности уделял много внимания проблемам общей фитоценологии. Он высказал весьма неординарные взгляды на континуум растительности, квантованность растительного покрова, границы фитоценозов, разработал оригинальную классификацию взаимоотношений между растениями.

В 1967 г. им было сформулировано понятие ценоячейки, которая включает все растения, связанные между собой непосредственными конкурентными отношениями. Это понятие оказалось крайне необходимым для разработки теории растительных сообществ, включив в себя значительную часть содержания понятия фитоценоза в его классическом понимании. Фитоценоз он рассматривает как однородный контур растительности, допуская существование и клинальных фитоценозов.

Основным объектом исследований В. С. были леса в основном Северо-Запада Европейской России. В 70-х годах он организовал стационар на восточном берегу Ладожского оз. В лишайниково-зеленомошных сосняках сотрудниками Лаборатории геоботаники (Л. А. Кирикова, Ю. И. Самойлов, Т. Н. Тархова и др.), аспирантами и студентами под руководством и непосредственном участии В. С. были осуществлены детальные всесторонние исследования этих сообществ. Было опубликовано несколько десятков статей, в которых рассматривались взаимоотношения мхов и лишайников, видов травяно-кустарничкового яруса, подроста сосны с этими ярусами, зависимость всех видов от факторов среды, динамика сообществ сосняков. Полученные данные привели В. С. к выводу о том, что лишайниковые сосняки являются производными, сменяющимися в ходе сукцессии зеленомошными сосняками.

Вопросы динамики растительности всегда интересовали В. С. Следуя идеям Б. П. Колесникова о генетической классификации лесов, он считает все сухие сосняки одним типом леса, который включает в себя разные стадии восстановления после нарушений (рубок, пожаров) и разные пути восстановления в зависимости от первоначальной плотности подроста и хода изреживания древостоя. Тип леса в его понимании — сложная динамическая система растительных ассоциаций.

Основное место в научных исследованиях проф. В. С. Ипатова занимают вопросы теории фитоценологии. Им опубликовано более 130 научных работ. Учебник «Фитоценология» назван специалистами лучшим, ему присуждена университетская премия 1999 г. В этом учебнике в отличие от других, вышедших за последние 20 лет удалось достичь разумного соотношения между классическими направлениями фитоценологии и современными взглядами на природу растительности. Признанием научных достижений является присуждение В. С. государственной стипендии и избрание членом-корреспондентом Российской академии естественных наук.

В течение 20 лет В. С. заведовал кафедрой геоботаники и экологии растений Петербургского ун-та. За это время подготовлено более 130 специалистов, 13 учеников В. С. защитили кандидатские диссертации, 5 стали докторами наук. Творческий и работоспособный коллектив кафедры, привлечение к педагогическому процессу молодых сил обеспечивают высокий современный уровень обучения студентов. Кафедра занимает ведущее место в стране по подготовке специалистов высокой квалификации. За успешную педагогическую деятельность В. С. присвоено звание «Почетный работник высшего профессионального образования».

Наряду с научной и педагогической работой большое место в жизни В. С. занимает научно-организационная и административная работа. Кроме упомянутого, В. С. в рамках шефской помощи заведовал кафедрой ботаники Калининградского ун-та (1972—1974 гг.), в течение 5 лет (1974—1979 гг.) руководил Биологическим научно-исследовательским ин-том ЛГУ. При его активном участии создана морская биологическая станция СПбГУ, Нижнесвирский заповедник. Более 10 лет В. С. является председателем Головного совета «Биология и биотехнологии» Министерства общего и специального образования РФ, руководителем направления «Биология» Конкурсного центра фундаментальных исследований, членом редколлегии «Ботанического журнала». В. С. Ипатов — председатель Совета по защите докторских диссертаций по ботанике СПбГУ, член докторского совета при Ботаническом институте РАН.

Залогом успеха в разных сферах деятельности служат организаторский талант и доброжелательность Виктора Семеновича. Свой юбилей В. С. Ипатов встречает полный сил и творческих планов.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ В. С. ИПАТОВА

1954. Тезисы выступления на дискуссии по проблеме вида и видообразования // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. Вып. 2. № 11. С. 59—60. (Совместно с К. Зелинским).

[Рец.] Ю. Долгушин. «В недрах живой природы» // Бот. журн. Т. 39. № 1. С. 119—121.

1960. Типы осиновых лесов Северо-Запада РСФСР // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. Вып. 1. № 3. С. 23—40.

Освоение мелколиственных лесов под сельскохозяйственные угодья // Сельск. хоз-во Сев.-Зап. № 1. С. 77—78.

Осиновые леса Северо-Запада РСФСР: Автореф. дис. ....канд. биол. наук. Л., 24 с.

Березняки восточных районов Ленинградской области // Уч. зап. ЛГУ. Сер. биол. наук. № 290. С. 156—170.

1961. Заметки и идеи А. Т. Болотова в журналах «Сельский житель» и «Экономический магазин» (1778—1789) // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. Вып. 3. № 15. С. 145—147.

[Рец.] В. М. Понятовская, И. В. Сырокомская. Опыт сравнительной оценки участия вида в строении лугового сообщества // Бот. журн. Т. 46. № 9. С. 1346—1348.

1962. Осина и осиновые леса — резерв растительного сырья // Тр. Петергоф. биол. ин-та ЛГУ. № 19. С. 88—97.

Сравнение методов определения роли вида в структуре травяного покрова дубового леса // Бот. журн. Т. 47. № 3. С. 359—368.

Некоторые соображения о понятии тип леса // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. Вып. 2. № 9. С. 131—134.

О корреляции между проективным покрытием и весом травянистых растений // Бот. журн. Т. 47. № 7. С. 991—992.

[Рец.] Л. И. Номоконов. Пойменные луга Енисея // Бот. журн. Т. 47. № 9. С. 1388—1390. (Совместно с Б. М. Миркиным).

Использование площадей, занятых осиновыми лесами под с.-х. угодья // Природные условия и вопросы земледелия на Северо-Западе СССР. Л.: Изд-во ЛГУ. С. 64—70.

1963. Геоботаника на 2-й Межвузовской конференции «Университеты — сельскому хозяйству» // Бот. журн. Т. 48. № 3. С. 1088—1090. (Совместно с Б. М. Миркиным).

1964. О таблицах бонитирования насаждений // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. Вып. 4. № 3. С. 170—174.

Оценка данных при проективном учете // Бот. журн. Т. 49. № 3. С. 382—386.

О применении экологических таблиц для оценки типов леса // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. Вып. 4. № 21. С. 150—152.

1965. Методические указания по статистической обработке опытных данных // Всесоюз. науч.-иссл. ин-т растениеводства. 62 с.

[Рец.] А. Г. Воронов. Геоботаника // Биол. науки. № 1. 4 с. (Совместно с Б. М. Миркиным, Р. Г. Минибаевым).

1966. О понятии фитоценоз и элементарной ячейке общественной жизни растений // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. Вып. 3. № 15. С. 56—62.

Об оценке степени участия видов в структуре растительного покрова // Бот. журн. Т. 51. № 8. С. 1121—1126. (Совместно с Л. А. Кириковой, Т. Н. Линдеман).

О зависимости между густотой корней и их весом // Тр. МОИП. Т. 20. С. 94—97.

Обусловленность произрастания сфагнов и зеленых мхов в заболоченных ельниках // Биол. науки. № 3. С. 67—69. (Совместно с С. Г. Аверинцевой).

1967. Изменчивость среды в пределах микрогруппировок и некоторые методические вопросы ее изучения // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. Вып. 1. № 3. С. 50—57. (Совместно с Т. Н. Тарховой, С. Г. Заверюхой).

Некоторые аспекты общественной жизни растений // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. Вып. 3. № 15. С. 97—105.

Надорганизменные системные уровни и некоторые черты их структуры: Матер. к конф. «Структурные уровни биосистем» АН СССР. М.: Наука. С. 158—172. (Совместно с В. И. Василевичем).

1968. О разногодичных изменениях травяно-кустарничкового и мохового покровов в еловом лесу: Матер. конф. по динамике раст. покрова. Владимир: Изд-во Владимир. пед. ин-та. С. 59—60. (Совместно с Т. Н. Тарховой).

Дифференциация древостоя. 1 // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. Вып. 4. № 21. С. 59—69.

1969. Анализ деформированных кривых распределения численностей в связи с общественной дифференциацией древостоя: Матер. 2-го Всесоюз. совещ. «Применение количественных методов при изучении структуры растительности». Тарту. С. 223—225.

Разложение деформированных кривых распределений численностей на составляющие: Матер. 2-го Всесоюз. совещ. «Применение количественных методов при изучении структуры растительности». Тарту. С. 227—229.

О выборе типичного при геоботанических исследованиях // Проблемы ботаники. Вопросы ценологии, географии, экологии и истории растительного покрова СССР. Л.: Наука. № XI. С. 13—21.

К фитоценологии майника двулистного // Проблемы ботаники. Вопросы ценологии, географии, экологии и истории растительного покрова СССР. Л.: Наука. № XI. С. 150—156. (Совместно с Л. А. Кириковой, И. В. Спрингель).

Дифференциация древостоя. 2. Выявление деформаций у кривых распределения деревьев по толщине // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. Вып. 3. № 15. С. 43—53.

Исследование разногодичной изменчивости напочвенного покрова в таежном лесу // Бот. журн. Т. 54. № 12. С. 1939—1950. (Совместно с Т. Н. Тарховой).

Некоторые черты структуры надорганизменных системных уровней // Журн. общ. биол. Т. 30. № 6. С. 643—651. (Совместно с В. И. Василевичем).

1970. Дифференциация древостоя. 3. Разложение кривых распределения деревьев по толщине на составляющие // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. Вып. 1. № 3. С. 66—77.

Некоторые вопросы теории организации растительного покрова // Бот. журн. Т. 55. № 2. С. 184—195.

Анализ взаимодействия деревьев в синузиях сосны и ели: Матер. 3-го Всесоюз. совещ. «Применение количественных методов при изучении структуры растительности». Рига. С. 123—127.

1971. Андрей Александрович Ниценко // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. Вып. 1. № 3. С. 123. (Совместно с Л. А. Кириковой, Ю. И. Самойловым, Т. Н. Тарховой).

Андрей Александрович Ниценко (1910—1970) // Бот. журн. Т. 56. № 5. С. 736—737. (Совместно с М. С. Боч, В. И. Василевичем).

Исследование структуры растительных сообществ: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Тарту. 55 с.

1972. 3-е Всесоюз. совещ. «Применение количественных методов при изучении структуры растительности», Рига, 2—5 февраля, 1972 // Бот. журн. Т. 57. № 3. С. 424—427. (Совместно с Л. А. Кириковой).

1973. Некоторые приемы исследования связи видов с факторами среды: Тез. докл. V Дел. съезда ВБО. Киев. С. 212—214. (Совместно с Л . А. Кириковой, Ю. И. Самойловым).

О двустороннем коэффициенте сопряженности: Тез. докл. V Дел. съезда ВБО. Киев. С. 225—226. (Совместно с Ю. И. Самойловым, Т. Н. Тарховой).

Анализ размещения деревьев по территории // Количественные методы анализа растительности. Уфа. С. 123—127.

Delectus seminum. Калининград. 1973, 1974. С. 18.

1974. Некоторые методические аспекты построения экологических амплитуд видов // Экология. № 1. С. 13—23. (Совместно с Л. А. Кириковой, Ю. И. Самойловым).

Двусторонний коэффициент межвидовой сопряженности // Бот. журн. Т. 59. № 11. С. 1596—1602. (Совместно с Ю. И. Самойловым, Т. Н. Тарховой).

1975. Влияние освещенности и опада на развитие некоторых видов зеленых мхов // Экология. № 1. С. 25—34. (Совместно с Т. Н. Тарховой).

Количественный анализ ценотических эффектов в размещении деревьев по территории // Бот. журн. Т. 60. № 9. С. 1237—1250. (Совместно с Т. Н. Тарховой).

Конкуренция между деревьями: Матер. 12-го Междунар. бот. конгр. С. 149.

1976. Опыт статистической оценки взаимодействия между деревьями в чистых и смешанных синузиях сосны и ели // Тр. Петергоф. биол. ин-та ЛГУ. № 24. С. 29—44.

Применение дисперсионного анализа при исследовании связи растительности и среды // Структура и динамика растительного покрова. С. 81—82. (Совместно с Л. А. Кириковой, В. Г. Агарковой).

1977. Применение дисперсионного анализа при исследовании связи растительности со средой // Бот. журн. Т. 62. № 10. С. 1441—1445. (Совместно с Л. А. Кириковой).

Влияние кислотности на характер травяно-кустарничкового покрова в еловом лесу // Экология. № 5. С. 38—44. (Совместно с Л. А. Кириковой, В. Г. Агарковой).

1979. Сквозистость древостоев: измерение и возможности использования в качестве показателя микроклиматических условий под пологом леса // Бот. журн. Т. 64. № 11. С. 1615—1624. (Совместно с Л. А. Кириковой, В. П. Бибиковым).

1980. Функциональный подход к синузии // Бот. журн. Т. 65. № 4. С. 470—477. (Совместно с Л. А. Кириковой).

О соотношении сомкнутости и сквозистости полога древостоя // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. Вып. 2. № 9. С. 108—110. (Совместно с Л. А. Кириковой).

О микроклимате местообитания моховых и лишайниковых синузий сосняка зеленомошно-лишайникового // Экология. № 5. С. 14—20. (Совместно с Т. Н. Тарховой).

Анализ распределений как метод классификации растительности // Бот. журн. Т. 65. № 5. С. 717—724. (Совместно с Г. Г. Герасименко).

1981. Влияние сквозистости полога древостоя на характер напочвенного покрова в зеленомошно-лишайниковых сосняках // Экология. № 3. С. 39—45. (Совместно с Л. А. Кириковой).

1982. Микроклимат моховых и лишайниковых синузий в сосняке зеленомошно-лишайниковом // Экология. № 4. С. 27—32. (Совместно с Т. Н. Тарховой).

1983. Летняя практика по геоботанике. Введение. Научный редактор. Изд-во ЛГУ. 176 с.

Взаимовлияние моховых и лишайниковых синузий в зеленомошно-лишайниковых сосняках // Экология. № 1. С. 20—26. (Совместно с Т. Н. Тарховой).

Квантованность и континуум растительного покрова: Тез. 7-го съезда ВБО. Л.: Изд-во «Наука». С. 142—143. (Совместно с Л. А. Кириковой).

Динамический подход к типологии сосняков: Тез. 7-го съезда ВБО. Л.: Изд-во «Наука». С. 135—136. (Совместно с Г. Г. Герасименко, В. И. Трофимцом).

Лишайниковые и зеленомошные сосняки с атмосферным увлажнением // Современные проблемы лесной типологии. Львов. С. 25—28. (Совместно с Г. Г. Герасименко).

Фитоценология. Программа курса лекций. ЛГУ. 4 с.

Геоботаника с основами экологии растений. Программа курса лекций. ЛГУ. 4 с. (Совместно с Л. А. Кириковой).

Экосистемы. Программа курса лекций. ЛГУ. 3 с.

1984. О надежности визуальной оценки господства видов травяного покрова в лесу // Бот. журн. Т. 69. № 7. С. 968—972. (Совместно с С. В. Дегтевой).

Влияние низовых пожаров на развитие соснового леса на песчаных почвах // Вестн. ЛГУ. Сер. 3. Вып. 2. № 9. С. 32—36. (Совместно с Г. Г. Герасименко).

К изучению динамики напочвенного покрова в зеленомошно-лишайниковом сосняке // Вестн. ЛГУ. Сер. 3. Вып. 1. № 3. С. 26—32. (Совместно с Л. А. Кириковой).

Растительность Куршской косы // Проект национального парка «Куршская коса». 25 с. (Совместно с А. А. Ниценко).

1985. О состоянии культур сосны на Восточном нагорье Крыма // Вестн. ЛГУ. № 3. С. 29—34. (Совместно с Л. Ю. Баглаевой).

Статистический анализ квантованности растительного покрова // Бот. журн. Т. 70. № 2. С. 255—261. (Совместно с Л. А. Кириковой).

Некоторые представления Л. Г. Раменского о пространственных закономерностях растительного покрова // Бот. журн. Т. 70. № 1. С. 59—63.

Типология сероольшаников Северо-Запада РСФСР // Вестн. ЛГУ. Сер. 3. Вып. 1. № 3. С. 42—50. (Совместно с С. В. Дегтевой).

К вопросу о континууме и квантованности растительного покрова // Бот. журн. Т. 70. № 7. С. 885—896. (Совместно с Л. А. Кириковой).

Способ вычисления бонитета, обладающего аддитивностью, для деревьев и насаждений сосны // Закономерности роста и производительности древостоев. Каунас. С. 38—40. (Совместно с Г. Г. Герасименко).

1986. Геоботаника // Мир профессий. Изд-во «Молодая гвардия». Т. 1. С. 64—67.

Ценоэлементы в растительном покрове // Бот. журн. Т. 71. № 5. С. 580—587. (Совместно с Л. А. Кириковой).

О пространственно-временнóй структуре сосняка зеленомошно-лишайникового в условиях дюнного рельефа: Матер. 2-го Всесоюз. совещ. «Общие проблемы биогеоценологии». М., Т. 1. С. 97—98. (Совместно с Г. Г. Герасименко).

1987. Сероольшаники Северо-Запада РСФСР. Изд-во ЛГУ. 250 с. (Совместно с С. В. Дегтевой).

Нижнесвирский заповедник // Заповедники европейской части РСФСР. 1. Изд-во «Мысль». С. 129—150. (Совместно с О. А. Скарлато, Г. А. Носковым).

Влияние напочвенного покрова на возобновление сосны в лишайниково-зеленомошных сосняках // Вестн. ЛГУ. Сер. 3. Вып. 3. № 17. С. 38—45. (Совместно с И. Н. Голубицкой).

1988. Таблица бонитирования деревьев и древостоев. Изд-во ЛГУ. 78 с. (Совместно с Г. Г. Герасименко).

Влияние лишайниковых и зеленомошных ковров на водный режим верхнего корнеобитаемого слоя почвы в сухих сосняках // Экология. № 1. С. 19—23. (Совместно с В. И. Трофимцом).

Оценка жизненности деревьев и древостоев с помощью бонитировочных шкал // Вестн. ЛГУ. Сер. 3. Вып. 1. № 3. С. 32—38. (Совместно с Г. Г. Герасименко).

Об отношении растений к создаваемой ими среде // Актуальные вопросы ботаники в СССР: Тез. докл. 8-го Дел. съезда ВБО. Алма-Ата. С. 210. (Совместно с Л. А. Кириковой).

1989. Формирование древостоя сосняка зеленомошно-лишайникового в условиях дюнного рельефа // Вестн. ЛГУ. Сер. 3. Вып. 10. № 10. С. 26—31. (Совместно с Г. Г. Герасименко).

Самоблагоприятствование в растительных сообществах // Бот. журн. Т. 74. № 1. С. 14—22. (Совместно с Л. А. Кириковой).

Бонитировочные шкалы для лиственных древостоев и некоторые примеры использования в геоботанике // Вестн. ЛГУ. Сер. 3. Вып. 3. № 17. С. 24—30. (Совместно с Г. Г. Герасименко).

Фитоценотические связи амброзии полынолистной с некоторыми сорными и культурными видами // Теоретические основы борьбы с амброзией. Л. С. 212—220. (Совместно с В. Х. Сивушковой, А. Б. Ястребовым).

1990. Динамическая система классификационных единиц фитоценозов // Организация, интеграция и регуляция биологических систем // Тр. БиНИИ. № 41. С. 194—207.

Строение кроны ели в связи с изучением ее фитогенного поля // Вестн. ЛГУ. Сер. 3. Вып. 2. № 10. С. 38—43. (Совместно с Л. А. Кириковой).

Отражение динамики растительного покрова в синтаксономических единицах // Бот. журн. Т. 75. № 10. С. 1380—1389.

Средообразующая роль лишайниковых и моховых синузий в сухих сосняках // Бот. журн. Т. 75. № 8. С. 1102—1109. (Совместно с В. И. Трофимцом).

К анализу двух концепций. Ленинградский университет. № 2. С. 4. (Совместно с Б. С. Павловым).

1991. О сравнении признаков оценки жизненности древостоев // Вестн. ЛГУ. Сер. 3. Вып. 1. С. 47—52. (Совместно с Г. Г. Герасименко, Д. Е. Соловьевым).

Тип леса как система динамических рядов // Всесоюз. совещ. «Теория лесообразовательного процесса». Красноярск. С. 59—61. (Совместно с Г. Г. Герасименко).

Сухие сосновые леса на песках как один тип леса // Бот. журн. Т. 76. № 6. С. 818—831. (Совместно с Г. Г. Герасименко, В. И. Трофимцом).

Изменение напочвенного покрова в фитогенном поле ели в условиях корневой изоляции // Вестн. ЛГУ. Сер. 3. Вып. 2. № 10. С. 43—48. (Совместно с Л. А. Кириковой).

Формирование ивняками элементов микроклимата // Вестн. ЛГУ. Там же. С. 54—59. (Совместно с А. Б. Ястребовым).

1992. The essential theoretical approaches to the dynamic typology of forest. Mechanisms in vegetation dynamics // 34th 1 AVS Symposium, 26—30 August. P. 43. (Совместно с G. G. Gerasimenko).

Основные теоретические подходы к динамической типологии леса // Лесоведение. № 4. С. 3—9. (Совместно с Г. Г. Герасименко).

1993. Теоретические подходы к динамической типологии леса // Тез. докл. конф. «Байкал ЭКО-93». Иркутск. 1 с. (Совместно с Г. Г. Герасименко).

Dynamical typology of dry pine forests on the sand of castern shores of Lake Ladoga // International Lake Ladoga Symposium. 1 p. (Совместно с G. G. Gerasimenko).

1995. Состояние растительности южного побережья Невской губы Финского залива // Вестн. СПбГУ. Сер. 3. Вып. 2. № 10. С. 32—41. (Совместно с Г. Г. Герасименко, С. А. Комоловой. В. Х. Лебедевой, В. И. Трофимцом).

Опыт динамической классификации искусственных насаждений *Larix sibirica* // Бот. журн. Т. 80. № 11. С. 95—103. (Совместно с Г. Г. Герасименко, Т. О. Салтыковской).

Новые бонитировочные шкалы для оценки жизненности деревьев и древостоев // Вестн. СПбГУ. Сер. 3. Вып. 4. № 24. С. 42—48. (Совместно с Г. Г. Герасименко, С. А. Комоловой).

Пирогенные сукцессии напочвенного покрова сухих сосняков на песках // Вестн. СПбГУ. Там же. С. 58—67. (Совместно с Ю. И. Самойловым).

Автогенные сукцессии в сосняке лишайниково-зеленомошном. I. Фитоценотический анализ видового состава // Бот. журн. Т. 80. № 9. С. 61—75. (Совместно с Г. Г. Герасименко, Л. А. Кириковой, Ю. И. Самойловым, В. И. Трофимцом).

1996. Автогенные сукцессии в сосняке лишайниково-зеленомошном. II. Экотопическая система ассоциаций // Бот. журн. Т. 81. № 8. С. 23—35. (Совместно с Г. Г. Герасименко, Л. А. Кириковой, В. И. Трофимцом).

Инициальная сукцессия в сосновых лесах на песках // Вестн. СПбГУ. Сер. 3. Вып. 3. № 17. С. 26—30. (Совместно с Л. А. Кириковой, Г. Г. Герасименко).

1997. Фитоценология. Изд-во СПбГУ. 316 с. (Совместно с Л. А. Кириковой).

Географическое варьирование сухих сосняков на песках // Бот. журн. Т. 82. № 4. С. 19—29. (Совместно с Г. Г. Герасименко, В. И. Трофимцом).

1998. Описание фитоценоза. Методические рекомендации. СПбГУ. 93 с.

Динамика сфагновых сосняков Северо-Запада России // Бот. журн. Т. 83. № 4. С. 1—15. (Совместно с Г. Г. Герасименко, Т. О. Салтыковской).

Динамическая классификация сосново-еловых лесов на скалах // Бот. журн. Т. 83. № 2. С. 13—24. (Совместно с Г. Г. Герасименко, В. И. Трофимцом).

Эталоны биологического разнообразия интразональной лесной растительности на примере широколиственных и производных от них лесов Северо-Запада России // Экология таежных лесов: Тез. докл. Междунар. конф. 14—18 сентября, 1998. Сыктывкар. С. 29—30. (Совместно с А. К. Щукиным).

1999. Экотопическая характеристика сфагновых сосняков Северо-Запада России с помощью факторного анализа // Бот. журн. Т. 84. № 11. С. 81—94. (Совместно с Т. О. Салтыковской, Г. Г. Герасименко).

Классификация взаимоотношений в растительных сообществах // Геоботаника на рубеже XXI века. Матер. Всерос. научн. конф. С. 13—15. (Совместно с Л. А. Кириковой).

2000. Классификация отношений между растениями в сообществах // Бот. журн. Т. 85. № 7. С. 92—100. (Совместно с Л. А. Кириковой).

Некоторые итоги исследований Лаборатории геоботаники Биологического института СПбГУ // Вестн. СПбГУ. В печати.

Механизмы интеграции растений в сообществах // Вестн. СПбГУ. В печати.

2001. Реактивность и чувствительность видов к экологическим факторам // Бот. журн. Т. 86. № 3. С. 80—86. (Совместно с Л. А. Кириковой).

Использование показателя «сквозистость полога древостоя» для оценки экологических условий в лесу // Бот. журн. Т. 86. № 4. С. 164—165. (Совместно с Л. А. Кириковой).

К характеристике фитогенного поля ели в зеленомошных сосняках // Бот. журн. Т. 86. № 5. С. 94—103. (Совместно с Л. А. Кириковой).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941:002.01:58

Atlas Florae Europaeae. Distribution of vascular plants in Europe / Ed. by J. Jalas, J. Suominen, R. Lampinen, A. Kurtto (on the basis of team-work of european botanists). Vol. 12. *Resedaceae* to *Platanaceae*. Maps 2928—3270. Helsinki, 1999. 250 p. (Атлас флоры Европы. Распространение сосудистых растений в Европе / Под редакцией Я. Яласа, Ю. Суоминена, Р. Лампинена, А. Куртто. Т. 12. От Резедовых до Платановых. Карты 2928—3270. Хельсинки, 1999. 250 с.)

N. N. TZVELEV. (*A REVIEW*). ATLAS FLORAE EUROPAEAE. DISTRIBUTION OF VASCULAR PLANTS IN EUROPE. VOL. 12. 1999

Вышел в свет очередной, 12-й том издаваемого финскими коллегами «Атласа флоры Европы» («Atlas Florae Europaeae»), который включает в себя 11 семейств европейской флоры от *Resedaceae* до *Platanaceae* включительно. Из этих семейств наиболее крупными являются *Crassulaceae* с родом *Sedum* и *Saxifragaceae* с родом *Saxifraga*. В «Ботаническом журнале» (Связева, 1992, Цвелёв, 1995, 1997) уже писалось как о форме этого издания, так и о большом значении «Атласа» для ботаников всего мира. Издание каждого его тома существенно расширяет и уточняет наши представления о распространении отдельных видов и об их синонимике.

К сожалению, при подготовке 12-го тома (как, впрочем, и предыдущих томов) сказывается относительно слабая работа российских консультантов, которую пока не удается организовать на должном уровне. Отсюда такое незначительное количество точек на картах многих широко распространенных в Северо-Западной России видов, например *Chrysosplenium alternifolium* L. и *Ribes spicatum* Robson. Обычна здесь и одичавшая *Ribes rubrum* L.

Род *Sedum* L. принят в «Атласе» в довольно широком объеме, хотя из него выделены в особые роды *Hylotelephium* Ohba и *Rhodiola* L., признаваемые не всеми авторами. В качестве самостоятельных приняты виды *Hylotelephium telephium* (L.) Ohba и *H. maximum* (L.) Holub, нередко (и на наш взгляд ошибочно) объединяемые в один вид со многими подвидами, а в пределах *H. maximum* s. l. приняты подвиды subsp. *maximum* и subsp. *ruprechtii* (Jalas) Dostal. Стоит отметить еще недостаточную изученность последнего рода в Европейской России, который, несомненно, заслуживает проведения более глубоких исследований и по возможности на живом материале. Например, все еще неясно, можно ли принимать для *H. triphyllum* (Haw.) Holub (=*H. purpureum* (L.) Holub) название *H. telephium*, как принято во «Flora Europaea» и в «Атласе». Описанный нами с известняковых обнажений Жигулей *H. zhiguliense* Tzvel. помещен в синонимы *H. telephium*, хотя и со знаком вопроса, с чем нельзя согласиться; видимо, авторы «Атласа» предпочитают не признавать те виды, которых они не знают.

Sedum sexangulare L. (с. 90) и *S. album* L. (с. 96) указаны для о. Гогланд в качестве интродуцированных растений, с чем можно согласиться. В нескольких местах Карельского перешейка на гранитных «лбах» в качестве одичавшего растения встречается и *S. spurium* Bieb., не отмеченный для этого места в «Атласе». Интересно имеющееся в «Атласе» (с. 212), но ранее неизвестное нам указание *Saxifraga tridactylites* L. для окр. С.-Петербурга. Не исключено, что этот редчайший вид был занесен в один из близлежащих к городу парков.

В заключение нельзя не отметить еще раз высокую научную ценность всех томов «Атласа» и их высококачественное полиграфическое исполнение. Большой труд, вложенный финскими коллегами в очередной том этого издания, несомненно, будет способствовать еще лучшему познанию флоры европейского континента.

Приобрести очередной том «Атласа» можно по следующему адресу: Acateeminen Kirjakauppa (the Academic Bookstore), P. O. Box 128, Helsinki, Finland.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Связева О. А. Атлас флоры Европы. Распространение сосудистых растений в Европе. Т. 9. 1991 // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 12. С. 142—144.

Цвелёв Н. Н. (*Рецензия*). Атлас флоры Европы. Распространение сосудистых растений в Европе. Т. 10. 1994 // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 6. С. 120—123.

Цвелёв Н. Н. (*Рецензия*). Атлас флоры Европы. Распространение сосудистых растений в Европе. Т. 11. 1996 // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 9. С. 146—147.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 1 II 2001

УДК 019.941:002.01:58

Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 6

Н. Е. Булыгин, В. Т. Ярмишко. **Дендрология. СПб.: Наука, 2000. 528 с. 126 рис.**

V. A. MEL'NIK. *N. E. BULYGIN, V. T. YARMISHKO.* DENDROLOGY. SPb., 2000

В 1997 г. постановлением Российского правительства была принята Федеральная целевая программа «Интеграция высшего образования и фундаментальной науки на 1997—2000 годы». В ее задачи входило в том числе создание учебных пособий для вузов страны. Одним из конкретных результатов реализации программы является учебник по дендрологии для студентов, обучающихся по специальности «Лесное и лесопарковое хозяйство».

Книга написана известными санкт-петербургскими учеными — проф. Н. Е. Булыгиным и проф. В. Т. Ярмишко. Отличие этого учебника состоит в том, что авторы включили в книгу материалы не только по основным лесообразующим и декоративным деревьям, кустарникам, кустарничкам, полукустарникам и лианам, произрастающим или выращиваемым на территории России, но и значительно расширили круг рассматриваемых растений.

Список включенных в книгу древесных растений огромен: 534 вида, форм и культиваров из 172 родов 69 семейств голосеменных и покрытосеменных растений. Ни в одном из ранее издававшихся в стране учебников по дендрологии не было даже приблизительно такого количества рассмотренных древесных растений. Для подавляющего числа (418 видов и 29 декоративных форм и культиваров) приведены подробная характеристика их таксономического положения, сведения о географическом распространении в России, освещена их роль в образовании растительности, описаны морфологические признаки, биолого-экологические особенности, отмечены их хозяйственное значение и/или декоративные качества.

Относительно перечня рассмотренных растений, следует особо отметить, что в книгу вошли материалы по 60 декоративным растениям из родов *Atragene*, *Catalpa*, *Clematis*, *Cornus*, *Crataegus*, *Deutzia*, *Forsythia*, *Juniperus*, *Lonicera*, *Magnolia*, *Microbiota*, *Paulownia*, *Pinus*, *Rubacer*, *Thujopsis*, *Viburnum* и др.

В книгу вошли сведения о более чем 100 видах деревьев, кустарников, полукустарников, кустарничков, лиан, являющихся источником целого ряда ценных пищевых, лекарственных продуктов и сырья.

Известно, что под воздействием антропогенных и техногенных факторов могут произойти (и, увы, происходят) необратимые явления, в частности исчезают виды животных, растений, грибов и других организмов. Многие растения естественной дендрофлоры России находятся под угрозой исчезновения. В книге приведены сведения о 75 таких, а также просто редких видах растений, которые нуждаются в особых мерах по их сохранению.

В учебнике рассматриваются прежде всего растения естественной флоры России. Но кроме них включены материалы о 128 видах хозяйственно ценных интродуцентов, выращиваемых в стране в культуре.

Н. Е. Булыгин и В. Т. Ярмишко значительно расширили круг сведений, связанных с наукой о древесных растениях. Впервые для таких пособий дана комплексная классификация древесных растений по показателям их биологического ритма (глава 1); приведены различные варианты классификации древесных растений по их отношению к свету, к температуре, по отношению к условиям увлажнения, к затоплению, по реакции на промышленное загрязнение окружающей среды (глава 2); рассматриваются основы лесной геоботаники, рассмотрены принципы выделения типов лесорастительных условий по растениям-индикаторам (школа акад. В. Н. Сукачева) и в соответствии с эдафической сеткой акад. П. С. Погребняка, дана схема эдафофитоценотических рядов типов ельников и сосняков по В. Н. Сукачеву; при характеристике природных зон России впервые приводятся основные показатели и специфика сезонного развития ландшафтов этих зон (глава 3).

Названия рассмотренных в книге растений даны в соответствии с правилами действующего Международного кодекса ботанической номенклатуры, учтены также новые и новейшие сводки по высшим растениям России (Черепанов, 1981, 1995; Цвелёв, 2000).

Еще одним нововведением является публикация материалов по дендроиндикации (глава 6): основные положения, задачи и методы. Подробно характеризуются методы дендроиндикации и прогнозирования — основ прикладной дендроиндикации. Здесь, в частности, указаны главные направления и задачи использования этих методов, например в лесном семеноводстве, при выращивании посадочного материала и вообще в лесокультурном деле, а также при уходе за лесом, охране леса от пожаров, вредителей и болезней, в таксации и лесоустройстве, охотоведении, при организации побочного лесопользования (заготовка грибов, плодов, семян, лекарственного и технического сырья и т. д.). Особое внимание обращается на применение методов дендроиндикации в практике лесопаркового хозяйства и озеленения городов и населенных мест.

Книга снабжена обширным справочным материалом. Это 12 приложений (75 из 528 страниц общего объема), предназначенных для более глубокого изучения программного материала. Имеется список цитируемой, дополнительной и рекомендуемой литературы по рассмотренным в этом издании темам. В него включены самые последние публикации по соответствующим ботаническим и лесохозяйственным дисциплинам. Имеются указатели русских и латинских названий таксонов высокого ранга (классов, подклассов, порядков, семейств), а также родов и видов растений; в последнем случае для родов и видов указаны авторы этих таксонов. В книге 126 рисунков (внешнего вида растений, а также анатомо-морфологического строения). Кроме того, содержатся многочисленные таблицы, схемы, дендрофенологические карты и др. иллюстративные материалы, помогающие усвоению текстового материала.

Таково содержание этого объемного труда. Несомненно, в подборке материала сказались профессиональные интересы авторов, в частности Н. Е. Булыгина — в области биологии и экологии древесных растений, их внутривидового полиморфизма, морфогенеза, интродукции, биоклиматического и дендробиологического мониторин-

га, дендромелиорации промышленной (урбанизированной) среды; В. Т. Ярмишко — в области лесной геоботаники, биологии и экологии лесных пород, биоиндикации, мониторинга лесов и охраны природы, особенно от вредного воздействия загрязнителей воздушной и водной среды, почвы. Введение этих материалов вполне оправданно: они позволяют получить конкретные сведения не только о самом предмете науки (древесных растениях), но и представление о той среде, в которой они находятся (как в естественных, так и созданных человеком условиях), о факторах, благоприятствующих или, наоборот, негативно воздействующих на их рост, развитие и саму возможность существования, о сложной системе связей между растением и окружающей его средой.

Включенные в книгу материалы, манера и стиль их изложения отличаются, по мнению рецензента, от того, что обычно понимается под такой формой издания, как учебник. По этой причине (внимательный читатель, возможно, заметит это) мы здесь почти ни разу не использовали это название. Это очень хорошее, подготовленное на высоком профессиональном уровне справочное пособие по дендрологии, но не только по ней, но и по многим другим разделам биологической, ботанической и лесохозяйственной науки, в широком понимании последней. Нынешние студенты получили очень хорошую книгу, усвоение материалов которой, хочется верить, поможет им стать полноценными специалистами — работниками лесного и лесопаркового хозяйства, зеленого строительства и других отраслей, связанных с лесными и другими древесными породами. Солидный (по нынешним временам) тираж в 1000 экз., по-видимому, позволит приобрести ее многим заинтересованным лицам.

Единственное маленькое замечание. Современная полиграфическая технология позволяет значительно упростить и убыстрить процесс печатания книг. Судя по иллюстрациям книги, для их первичной репродукции было использовано сканирование оригинальных рисунков. В уже отпечатанных экземплярах книги рисунки получились несколько тяжелыми, грубоватыми, детали во многих случаях неясны. Прежний способ, когда в работу шли сами оригиналы-рисунки, позволял получать иллюстрации лучшего качества. Но это не вина авторов книги, а, вероятно, издержки нашего времени и наших условий.

Можно поздравить авторов — Н. Е. Булыгина и В. Т. Ярмишко с изданием этой очень ценной работы.

© *В. А. Мельник*

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 16 I 2001

ХРОНИКА

УДК 58:06.053

О ПЯТОЙ ВСЕРОССИЙСКОЙ КОНФЕРЕНЦИИ ПО ВОДНЫМ РАСТЕНИЯМ «ГИДРОБОТАНИКА-2000» (ОКТЯБРЬ 2000 г., пос. БОРОК)

I. M. RASPOPOV, I. S. TRIFONOVA. ON THE FIFTH ALL-RUSSIA CONFERENCE OF THE AQUATIC PLANTS «HYDROBOTANY-2000» (OCTOBER 2000, BOROK)

«Гидроботаника-2000» — под таким названием в пос. Борок на базе Института биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина (ИБВВ) РАН прошла в октябре 2000 г. Пятая Всероссийская конференция по водным растениям. Специалистами, изучающими высшую и низшую водную растительность было заявлено более 200 докладов, тезисы которых были опубликованы к началу работы конференции. В работе приняли участие около 100 человек из 50 учреждений России, а также Белоруссии, Украины и Эстонии. На открытии конференции с приветственным словом к участникам обратился директор Института д. б. н. **С. И. Генкал**. Присутствующие почтили память ушедших от нас коллег за время, прошедшее с момента проведения предыдущей конференции.

Работа конференции состояла из пленарных и секционных заседаний. Секции «Высшие растения и макроводоросли» и «Низшие растения» работали параллельно. На пленарных заседаниях были заслушаны и обсуждены следующие доклады: **А. И. Кузьмичев** «Гидроботаника в системе наук о растительном покрове», **В. Г. Папченков** «Динамика гидроботанических исследований в России», **И. М. Распопов** «Индикационные возможности макрофитов», **А. В. Щербаков** «Подходы к анализу региональных флор водоемов», **В. Г. Девяткин**, **И. В. Митропольская** «Встречаемость видов и биологическое разнообразие альгоценозов», **Л. Г. Корнева** «Флористическое и ценотическое разнообразие планктона Волжских водохранилищ», **В. Я. Костяев** «Синезеленые водоросли в системе Бактериального и Ботанического кодексов номенклатуры организмов», **Л. А. Сиренко** «Флуоресцентный анализ в оценке развития и функциональной активности водорослей в водных экосистемах» (доклад был зачитан **А. В. Курейшевич**) и **И. С. Трифонова** «Оценка состояния притоков Ладожского озера по фитопланктону».

Всего состоялось 46 докладов и представлено 42 стендовых сообщения. В них обсуждались вопросы флористики, ценологии, биологии, физиологии и экологии массовых видов и форм водорослей и высших водных растений, их географическое распространение. Были рассмотрены проблемные вопросы изучения биоразнообразия, формирования альго- и фитоценозов в ненарушенных, а также находящихся под интенсивным антропогенным воздействием экосистемах малых и крупных рек, озер и водохранилищ. Подавляющее большинство докладов и стендовых сообщений вызвало большой интерес и сопровождалось многочисленными вопросами и оживленным обсуждением. Отрадно отметить, что в конференции участвовало большое число молодых квалифицированных ученых, принимавших активное участие в дискуссиях по докладам.

Присутствовавшие с удовлетворением отметили, что за пятилетие, прошедшее после Четвертой конференции по водным растениям был выполнен большой объем гидроботанических работ, отраженных в монографиях, статьях и диссертациях. Значительный вклад в эти исследования внесли сотрудники Ин-та биологии внутрен-

них вод им. И. Д. Папанина РАН, Ин-та озероведения РАН, Московского, Иркутского, Нижегородского ун-тов и ряда других научных организаций. В своей резолюции участники конференции наметили актуальные проблемы гидроботаники, на которых следует сосредоточить внимание. К ним прежде всего относятся: расширение и углубление работ по систематике, биологии и экологии, разработки системы жизненных форм водных растений с привлечением ведущих специалистов-биоморфологов; необходимость выработки единой точки зрения в номенклатуре водорослей и публикации информационных материалов по изменению номенклатуры водорослей; разработка новых методов и подходов к изучению планктонных и бентосных альгоценозов и сообществ макрофитов в водоемах различных типов и в разных природных зонах; создание новых современных и переиздание существующих методических пособий по исследованию водорослей и высших растений в водоемах в экспериментальных условиях; разработка моделей развития водных ценозов естественных, искусственных и техногенно-трансформированных водоемов в зависимости от воздействия природных и антропогенных факторов; создание «Продромуса» гидрофильной растительности России, выявление закономерностей географического распространения и экологической приуроченности синтаксонов и их роли в структуре гидрофильного компонента растительного покрова.

Учитывая большой теоретический интерес и важнейшее хозяйственное значение процесса деэвтрофирования (разбалансирования), отмечаемого в ряде бассейнов крупных рек (Волги, Днепра, Припяти и, возможно, Дуная) и потери устойчивости водных экосистем, что проявляется, в частности, в широкой инвазии видов вселенцев, участники конференции посчитали целесообразным разработать согласованную международную программу мониторинга происходящих изменений экосистем водоемов.

Участники конференции рекомендовали специалистам направлять в Лабораторию высшей водной растительности Ин-та биол. внутр. вод гербарный материал и региональные списки растений, а также — оригиналы и оттиски своих публикаций или информацию о них для продолжения работы над библиографией.

Было решено очередную Шестую Всероссийскую конференцию по водным растениям снова провести в пос. Борок в 2004 г.

Участники конференции выражают благодарность руководству и сотрудникам Лаборатории высшей водной растительности и лаборатории альгологии Ин-та биол. внутр. вод им. И. Д. Папанина за хорошую подготовку и проведение конференции. Они благодарят также Российский фонд фундаментальных исследований за финансовую поддержку, которая дала возможность успешно провести форум гидроботаников.

© *И. М. Распопов, И. С. Трифонова*

Институт озероведения РАН
Санкт-Петербург

Получено 17 I 2001

В РУССКОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК 002.704.31 : 006.3/47 + 57/58/470.41/

© Е. Л. Любарский

В ТАТАРСТАНСКОМ (КАЗАНСКОМ) ОТДЕЛЕНИИ РБО

E. L. LYUBARSKY. IN THE TATARSTAN (KAZAN) DEPARTMENT OF RBO

Татарстанское отделение РБО и кафедра ботаники Казанского государственного университета 27—29 ноября 2000 г. провели в Казани научную конференцию, посвященную 100-летию со дня рождения заслуженного деятеля науки Татарской АССР, доктора биологических наук, профессора Михаила Васильевича Маркова, много лет руководившего кафедрой ботаники Казанского университета и возглавлявшего Казанскую геоботаническую школу, Казанское отделение ВБО, почетного члена ВБО.

27 ноября после приветственного слова декана биолого-почвенного факультета проф. **А. И. Голубева** было заслушано 3 доклада. Проф. **Е. Л. Любарский** (Казанский гос. ун-т) в докладе «М. В. Марков — достойный представитель Казанской геоботанической школы» охарактеризовал роль М. В. в развитии традиций Казанской геоботанической школы, его большой вклад в становление новых научных направлений в геоботанике, достижения в разработке теории геоботаники и новых методов исследования. Проф. **В. В. Туганаев** (Удмуртский гос. ун-т) в докладе «М. В. Марков и изучение растительности Волжско-Камского региона» проанализировал результаты экспедиционных исследований лесной, луговой и полевой растительности Татарстана и прилегающих к нему территорий, проведенных под руководством М. В. Доктор биол. наук **В. И. Василевич** (Ботанический ин-т им. В. Л. Комарова РАН, С.-Петербург) сделал доклад «Возможности дробного деления растительности по флористическому составу», в котором познакомил аудиторию со своими теоретическими представлениями и методическими приемами в области классификации растительных сообществ.

Во второй половине дня в Музее истории Казанского ун-та состоялось торжественное открытие выставки «М. В. Марков. К столетию со дня рождения», а также вечер воспоминаний, на котором соратники и ученики М. В. выступили с теплыми воспоминаниями о нем.

28 ноября конференция продолжила свою работу. Были заслушаны следующие доклады: **С. И. Зарубин** (Тюменский гос. ун-т) «Закон первого в организации продуцентов экологических систем», **Т. В. Рогова** (Казанский гос. ун-т) «Ландшафтно-экологические закономерности пространственной структуры фиторазнообразия», **Т. А. Терехина** (Барнаульский гос. ун-т) «Флористические особенности и структура агрофитоценозов юга Западной Сибири», **К. В. Краснобаева** (Татарская лесная опытная станция, Казань) «Микроценотическая структура лесных фитоценозов как основа ведения хозяйства в лесах Татарстана», **М. Вит. Марков** (Тверской гос. ун-т) «Генотипическое разнообразие в субпопуляциях семян в банках семян в почве», **В. В. Александров** (Институт биологии южных морей НАН Украины, Севастополь) «Использование методов ценопопуляционного анализа для изучения массовых видов морских трав Черного моря», **В. Г. Папченков** (Институт биологии внутренних вод, Борок) «Водная флора и растительность Поволжья». Одновременно демонстрировались стендовые доклады.

29 ноября для участников конференции состоялась экскурсия в Волжско-Камский заповедник и в Раифский Богородицкий монастырь.

На конференции встретились многочисленные соратники и ученики М. В. Маркова. Много добрых и теплых слов было сказано о нем как о большом ученом, педагоге и человеке.

К 100-летию со дня рождения М. В. Маркова в «Ботаническом журнале» (Добрецова и др., 2000) опубликована памятная статья, а в Казани вышла книга избранных трудов М. В. Маркова (2000).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Добрецова Т. Н., Казанцева А. С., Любарский Е. Л., Туганаев В. В. Михаил Васильевич Марков (1900—1981). К 100-летию со дня рождения // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 11. С. 143—145.

Марков М. В. Избранные труды. Казань, 2000. 458 с.

Казанский государственный университет

Получено 15 I 2001

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANT NAMES

(Ботанический журнал. 2001. Т. 86. № 6)

Стр.

СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ — PLANTAE VASCULARES

ИСКОПАЕМЫЕ РАСТЕНИЯ — PLANTAE FOSSILES

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2001. Vol. 86. N 6) Page

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2001. Т. 86. № 6) Стр.